

UNIVERSITÉ DE PARIS
FACULTÉ DE PHARMACIE

Doct. Univ. Pharm. Paris, N° , 1952

**Contribution à l'étude
du développement de l'albumen
et de l'embryon chez les Composées**

THÈSE
POUR L'OBTENTION DU DIPLOME DE
Docteur de l'Université de Paris
(PHARMACIE)

présentée et soutenue le 1952

PAR

Jean VERNIN

Pharmacien de l'Université de Paris
Diplômé de l'Institut de Pharmacie Industrielle

JURY { MM. Mascré, *président.*
Paris, *professeur.*
Crété, *professeur.*

PARIS
1952



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550209_0051

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DE PHARMACIE

Doct. Univ. Pharm. Paris, N° , 1952

Contribution à l'étude
du développement de l'albumen
et de l'embryon chez les Composées

THÈSE

POUR L'OBTENTION DU DIPLOME DE

Docteur de l'Université de Paris
(PHARMACIE)

présentée et soutenue le

1952

PAR

Jean VERNIN

Pharmacien de l'Université de Paris
Diplômé de l'Institut de Pharmacie Industrielle

JURY { MM. Mascré, *président.*
Paris, *professeur.*
Crété, *professeur.*

PARIS

1952



PERSONNEL DE LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

ADMINISTRATION :

M. RENÉ FABRE, *Doyen*, C.✳, ❸❸❸❸. M. DELABY, *Assesseur*, O.✳, ❸❸❸❸.
M. G. CUVIER, *Secrétaire*, ❸❸❸❸.

MM.

L. JEANDEL, *Rédact. princip.* ❸❸❸❸. A. QUILLIOT, *Rédacteur*.
M^{me} M.-L. ESPINASSE, *Com.* ❸❸❸❸. M. É. BUVAT, *Commis.* ❸❸❸❸.
M^{te} M. DENNY, *Commis.*

PROFESSEURS :

MM. FABRE, C.✳, ❸❸❸❸.	Toxicologie.
DELABY, O.✳, ❸❸❸❸.	Pharmacie chimique.
LAMBIN (M ^{te}) ❸❸❸❸.	Microbiologie.
PICON, ✳, ❸❸❸❸.	Chimie minérale.
MASCRÉ, ✳, ❸❸❸❸.	Botanique.
FLEURY, ✳, ❸❸❸❸.	Chimie biologique.
JANOT, ✳, ❸❸❸❸.	Pharmacie galénique.
CHARONNAT, ✳, ❸❸❸❸. .	Chimie organique.
VALETTE, ✳, ❸❸❸❸.	Zoologie appliquée.
BEDEL, ✳, ❸❸❸❸.	Législation, Déontologie et Histoire de la Pharmacie.
PARIS, ❸❸❸❸.	Histoire naturelle des médicaments simples d'origine végétale.
GUILLOT, ❸❸❸❸.	Physique.
GAUTIER, ❸❸❸❸.	Chimie analytique.
RAOUL, ❸❸❸❸.	} Professeurs sans chaire.
DOMANGE, ❸❸❸❸.	
CRÉTÉ, ❸❸❸❸.	
COURTOIS, ❸❸❸❸.	

Doyen honoraire : M. RADAIS, O.✳, ❸❸❸❸.

PROFESSEURS HONORAIRES :

MM. DELÉPINE, O.✳, ❸❸❸❸. et LEBEAU, C.✳, ❸❸❸❸, Membres de l'Institut
COUTIERE, O.✳, ❸❸❸❸, BOUGAULT, O.✳, ❸❸❸❸,
LUTZ, ✳, ❸❸❸❸, HERISSEY, O.✳, ❸❸❸❸, LAUNOY, O.✳, ❸❸❸❸,
SOMMELET, O.✳, ❸❸❸❸.

MAITRES DE CONFÉRENCES

MM. MORETTE, ❸❸❸❸.	Sciences physiques et chimiques.
CAVIER, ❸❸❸❸.	Sciences naturelles.
TRUHAUT, ✳, ❸❸❸❸.	Sciences physiques et chimiques.
MOREAU, ❸❸❸❸.	Sciences physiques et chimiques.
GUY.	Sciences physiques et chimiques.
N.	Sciences naturelles.

CHEFS DES TRAVAUX PRATIQUES

MM. CORRIEZ,  I.	Physique.
HARISPE,  A., travaux pratiques de 1 ^{re} année .	Chimie générale et pharmaceutique.
DEYSSON.	Botanique.
GERMAN.	Microbiologie.
GIRARD,  A.	Chimie biologique.
MANGEOT,  A.	T. P. 4 ^{me} année.
PIETTE.	Biologie animale.
RENAULT H.	Chimie analytique.

INSTITUT DE PHARMACOTECHNIE ET DE PHARMACODYNAMIE

MM. GOUTAREL.	Pharmacotechnie chimique.
QUEVAUVILLER.	Pharmacotechnie galénique.
WAROLIN.	Pharmacodynamie.
Bibliothécaire en chef .	M. GARNIER,  I.  .
Bibliothécaires	{ M ^{lle} LAVAUD,  I.
	{ M ^{me} KREHMER.

A Monsieur R. SOUÈGES,

Membre de l'Institut,

*qui a bien voulu m'inspirer le sujet de ce travail
et me guider pendant sa réalisation.*

Je lui exprime toute ma sincère reconnaissance.

A Monsieur le Professeur M. MASCRÉ,

*qui m'a fait l'honneur de présider cette Thèse.
En hommage de ma respectueuse reconnaissance.*

A Monsieur le Professeur R. PARIS,

qui a accepté de juger ce travail.

Avec ma bien sincère reconnaissance.

À Monsieur le Professeur P. CRÉTÉ,

qui a bien voulu diriger mes travaux.

En témoignage de ma profonde et respectueuse gratitude.

INTRODUCTION

Les Composées présentent, pour des raisons multiples, une importance de premier plan dans l'étude des végétaux. D'abord, elles comprennent un nombre considérable d'espèces que, dès 1903, Coulter et Chamberlain (21), évaluent à plus de 12.500. Ainsi, les Composées sont-elles, par leur multitude, un peu plus importantes que les Légumineuses qui possèdent 11.000 espèces environ et dominent de loin les Graminées, dont le nombre oscillerait autour de 5.000. Dans ces conditions, il ne faut pas s'étonner que beaucoup de questions relatives à la morphologie interne des Composées soient, actuellement encore, imparfaitement connues. Certainement, nous gagnerons à trouver, dans l'anatomie, des critères nouveaux permettant d'établir, dans ce vaste groupement, des divisions plus rationnelles que celles qui ont été admises jusqu'ici. Les caractères, en effet, que l'on emprunte à la morphologie externe sont peu nombreux, la plupart discutables et peu déterminants ; il en résulte que les Composées apparaissent comme un groupe singulièrement homogène, considéré comme le type d'une famille vraiment naturelle. Ces caractères sont les suivants : la soudure des pétales, l'épigynie des étamines, la structure de l'ovaire, le groupement des fleurs en capitules et la soudure des anthères ; d'autres particularités communes à un nombre plus ou moins réduit d'espèces sont utilisées pour la subdivision de la famille en sous-familles et tribus, telles sont la formation du pappus aux dépens des pièces du calice, la prédominance de la diclinie ou dimorphisme de la corolle. Les discussions qui se sont engagées relativement à ces différentes données ont conduit à considérer la famille des Composées comme la plus évoluée des Gamopétales et à lui assigner dans

la classification la place la plus élevée. Reconnaissons toutefois que, à cet égard, tous les systématiciens ne partagent pas la même manière de voir. Hutchinson (56) par exemple, ne place pas au sommet de son système les Composées, mais les Lamiales ; entre les deux, d'autres alliances particulièrement importantes, telles que les Gentianales et les Solanales.

L'alliance dont les Composées sont le chef de file, offre sensiblement la même composition dans les diverses classifications, mais elle y porte des désignations fort variables. Ainsi Coulter et Chamberlain (21) appellent Campanales, le groupe constitué par les Cucurbitacées, les Campanulacées, les Goodéniacées, les Candolléacées, les Calycéracées et les Composées. Les Synandrées de R. von Wettstein (121), englobent pratiquement les mêmes familles et formeraient un groupement à affinités étroites, si l'on met à part les Cucurbitacées dont il est difficile de savoir si elles doivent entrer dans les Dialypétales ou dans les Gamopétales. D'après Engler et Prantl (30), les Campanales ne comprennent plus les Cucurbitacées qui, à elles seules forment un ordre nouveau, voisin des Campanales, les Cucurbitales.

Cependant, la parenté des Composées, des Dipsacacées et des Campanulacées, pour ne parler que des familles principales, n'apparaît pas aussi évidente que le prétend R. von Wettstein. Certains auteurs considèrent tout à fait à part les Composées dont ils font l'ordre des Synanthérales. L'argument principal, qui permet de rattacher les Composées aux Campanales, réside dans l'existence, chez les Lobéliées, tribus des Campanulacées, d'anthers soudées entre elles. Ce caractère est d'un grand intérêt : il correspond à un mode de pollinisation auquel serait attribuée la prédominance des Composées dans la flore actuelle. La structure de l'ovaire des Lobéliées est cependant bien différente de celle de l'ovaire des Composés.

Le but de notre travail est de réunir un certain nombre d'observations permettant de connaître les relations véritables des Composées avec les autres familles. Peut-être nous sera-t-il ainsi possible de déterminer la valeur de l'alliance des Campanales, lorsqu'on l'envisage comme comprenant à la fois, d'une part ou à la base, les Cucurbitacées, d'autre part ou au sommet, les Composées. Nous espérons également apporter quelques éclaircissements au problème relatif à la place des Composées dans la classification : cette famille est-elle vraiment la plus évoluée du monde végétal ; quelles sont ses relations avec les autres groupements qui s'en trouvent plus ou moins éloignés dans les classifications actuelles ?

Pour répondre à ces questions, nous avons fait appel aux données de l'embryologie et, plus spécialement, aux enseignements que pouvait nous fournir l'étude de l'albumen et de l'embryon. Nous nous sommes plus particulièrement attachés à mettre en évidence les particularités les plus saillantes qui s'observent aux pre-

miers stades du développement de ces deux parties constitutives essentielles de l'ovule et de la graine. Il nous a paru indispensable, avant de donner le résultat de nos investigations de rappeler succinctement l'état actuel de nos connaissances sur la composition du sac embryonnaire adulte, sur l'origine et la structure, en outre, de l'albumen et de l'embryon. Nous avons groupé ces données dans un premier chapitre, sous le titre de « **Généralités** ». Nos travaux personnels ont été ensuite exposés dans le chapitre suivant que nous avons intitulé « **Etude spéciale de quelques espèces dans les tribus envisagées** ». Nous avons suivi l'ordre de la classification proposée par O. Hoffmann (48), dans Engler et Prantl. Nos investigations ont porté sur 22 genres et 28 espèces qui se répartissent comme le montre le tableau suivant :

TUBULIFLORES

Astérées : *Erigeron canadensis* L.

Hélianthées : *Madia sativa*, Molina

Anthémidées : *Anthemis tinctoria* L.
Matricaria discoidea DC.
Chrysanthemum indicum L.
Chrysanthemum segetum L.
Chrysanthemum pinnatifidum L.
Tanacetum vulgare L.

Sénécionées : *Tussilago Farfara* L.

Calendulées : *Dimorphotheca pluvialis* Moench

Cynarées : *Centaurea Jacea* L.
Centaurea Cyanus L.

LIGULIFLORES

Cichoriées : *Cichorium Intybus* L.
Hypochæris radicata L.
Picris hieracioides L.
Pterotheca bifida Fish.
Chondrilla juncea L.
Taraxacum officinale Wigg.
Sonchus oleraceus L.
Sonchus palustris L.
Lactuca perennis L.
Lactuca virosa L.
Lactuca muralis Fres. (= *Phænopus* Coss.
et Germ.).

Crepis virens L.

Barkhausia taraxacifolia DC. (= *Crepis taraxacifolia* Thuill.).

Barkhausia foetida F. W. Schmidt (= *Crepis foetida* L.).

Hieracium umbellatum L.

Hieracium murorum L.

A la suite de cette étude spéciale, nous avons donné un résumé très condensé des résultats de nos travaux et nous nous sommes efforcés, à la lumière des renseignements obtenus, de répondre aux questions que nous avons posées aux cours de cette introduction.

Les espèces ont été récoltées, soit au jardin botanique de la Faculté de Pharmacie, soit au cours d'herborisations. Les échantillons ont été fixés par l'alcool à 95° c., ou par le mélange de Bouin, ce dernier donnant généralement de meilleurs résultats dans le cas des Composées dont le péricarpe, entièrement lignifié, s'oppose à une pénétration rapide de l'alcool. Selon les cas, les capitules entiers ou les fruits isolés, après inclusion à la paraffine, ont été débités en coupes en série et celles-ci colorées par la méthode de Heidenhain à l'hématoxyline ferrique. Dans certains cas, nous avons opéré un contrôle en effectuant des colorations par le réactif combiné (carmin acétique-vert d'iode).

Ces recherches ont été effectuées au Laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris, avec l'assentiment et les encouragements incessants et très bienveillants de Monsieur R. Souèges, membres de l'Institut. Qu'il nous permette de lui exprimer nos sentiments de respectueuse reconnaissance.

Monsieur le Professeur M. Mascré, a consenti à nous accorder une généreuse hospitalité dans son Laboratoire et nous a prodigué ses conseils éclairés au cours de recherches difficiles qui ont duré près de quatre années. Il a bien voulu nous faire, à présent l'honneur de présider le Jury de cette Thèse. Nous lui adressons nos remerciements sincères et l'assurons de notre profond respect.

Que Monsieur le Professeur R. Paris, veuille également trouver l'expression de notre respectueuse gratitude pour avoir bien voulu s'intéresser à notre travail et avoir consenti à faire partie également du Jury de cette Thèse.

C'est à Monsieur le Professeur P. Crété, que nous devons d'avoir été initié aux techniques de l'embryogénie végétale. Il nous a prodigué, depuis le début de nos travaux, non seulement ses conseils judicieux, mais également une aide inlassable. Nous lui adressons nos bien vifs remerciements et le prions de croire à notre très sincère reconnaissance.

Nous adressons également tous nos remerciements à Monsieur Dillemann, trésorier de la Société botanique de France, qui a bien voulu nous aider dans la détermination de certaines espèces de Composées et à Monsieur E. Duvau, Jardinier en Chef de la Faculté de Pharmacie, qui nous a apporté son concours dévoué pour la récolte de nos échantillons.

Tableau des abréviations utilisées pour les figures

<i>a</i> ,	antipodes
<i>ai</i> ,	assise interne du tégument
<i>al</i> ,	albumen
<i>e</i> ,	embryon
<i>ep</i> ,	épicarpe
<i>np</i> ,	noyau polaire
<i>oo</i> ,	oospore
<i>pe</i> ,	péricarpe
<i>se</i> ,	sac embryonnaire
<i>sy</i> ,	synergide
<i>tp</i> ,	tube pollinique
<i>ca</i> ,	cellule apicale du proembryon bicellulaire
<i>cb</i> ,	cellule basale du proembryon bicellulaire
<i>ci</i> ,	cellule fille inférieure de la cellule basale <i>cb</i>
<i>iec</i> ,	initiales de l'écorce au sommet radicaire
<i>m</i> ,	cellule intermédiaire, fille de la cellule basale <i>cb</i>
<i>n</i> ,	cellule fille supérieure de la cellule <i>ci</i>
<i>n'</i> ,	cellule fille inférieure de la cellule <i>ci</i>
<i>de</i> ,	dermatogène
<i>pe</i> ,	périblème
<i>pl</i> ,	plérome
<i>o</i> ,	cellule fille de <i>n'</i>
<i>p</i> ,	suspenseur, cellule fille de <i>n'</i>
<i>q</i> ,	quadrants

Généralités

État de la question sur le développement du sac embryonnaire,
de l'albumen et de l'embryon chez les Composées.

En général, le sac embryonnaire, au moment de la fécondation, offre à peu près la même composition chez tous les représentants d'une famille, chez les Gamopétales. Mais ce n'est pas le cas des Composées, où le nombre et, même la disposition des éléments fondamentaux, qui entrent dans la constitution du sac, varie souvent d'un genre à l'autre, voire d'une espèce à l'autre. Cette particularité est en rapport avec l'origine très variable du gamétophyte femelle, qui peut être monosporique ou tétrasporique, et avec la présence fréquente de cas d'apomixie. Il est indispensable de rappeler ce qui a trait à l'origine du sac embryonnaire à partir de l'archéspore, si l'on veut comprendre la raison des anomalies constatées dans sa structure. Nous envisagerons successivement l'ovule, l'archéspore, le sac embryonnaire, la fécondation, l'albumen, l'embryon et l'obtention des sacs embryonnaires par apomixie, mais nous laisserons de côté tout ce qui concerne la structure de la graine adulte, ce sujet ne présentant aucun rapport avec les recherches auxquelles nous nous sommes livrés.

OVULE :

L'ovule est tenuinucellé et l'assise interne de l'unique tégument se différencie des autres assises par la forme et le contenu de ses éléments ; ceux-ci sont allongés radialement ; ils renferment un cytoplasme abondant et leurs noyaux sont remarquables par leur

très forte affinité pour les colorants. A cette assise interne on donne le nom d'*épithélium*, d'*endothélium*, d'*assise nourricière*, d'*assise digestive* ou de *lapis*. La région du raphé est parcourue par un faisceau vasculaire qui, parfois, ne se termine pas à la chalaze, mais pénètre dans le tégument, comme cela se produit chez les *Helianthus*, les *Centaurea*, les *Sonchus* par exemple. Chez l'*Echinops ritro*, le faisceau se ramifie dans la région chalazienne et donne naissance à sept petits faisceaux supplémentaires. Un phénomène analogue se rencontre chez le *Liatris elegans*.

ARCHESPORE :

Le plus souvent, il n'existe, chez les Composées, qu'une archespore primaire qui se comporte comme la cellule-mère des macrospores ; il ne se détache pas de cellule pariétale. Dans certains cas, il se différencie plusieurs cellules mères. Il en va ainsi chez les *Aster* et les *Erigeron* pour les Astérées-Astérinées, chez les *Ambrosia* pour les Hélianthées-Ambrosinées, chez les *Anthemis*, les *Achillea* et les *Cladanthus* pour les Anthémidées-Anthemidinées, chez les *Chrysanthemum*, les *Pyrethrum* et les *Artemisia*, pour les Anthémidées-Chrysanthéminées et chez quelques espèces disséminées dans d'autres tribus.

Tout l'espace compris au-dessous de l'épiderme nucellaire est alors rempli de cellules-mères qui, initialement au moins, se trouvent toutes au même stade de développement. L'origine de ces éléments, dont l'ensemble constitue ce qu'on appelle souvent une *archespore pluricellulaire*, est encore discutée.

SAC EMBRYONNAIRE :

En général, le sac des Composées est monosporique, l'une seulement des quatre macrospores participant à sa formation. Dans la cellule mère des macrospores, le fuseau achromatique est disposé, dès la mitose hétérotypique, de telle façon que, des deux cellules filles engendrées, c'est l'inférieure qui se trouve la plus grande, comme le fait très justement remarquer B. Palm (82 et 84), chez les *Dahlia*. La division homéotypique sépare, à nouveau, en direction de la chalaze, une cellule plus volumineuse qui est à l'origine du sac embryonnaire. D'après B. Palm (83), la cellule chalazienne, seule est fonctionnelle chez les *Aster Novæ-Belgii*, *Cirsium arvense*, *Dahlia coronata*, *Matricaria Chamomilla*, *Bellis perennis* ; il en serait de même chez l'*Helianthus annuus*, d'après F. Hegelmaier (46), chez l'*Antennaria dioica*, d'après O. Juel (61), chez les *Gnaphalium*, d'après J. Schiller (100), chez les *Silphium*, d'après W. D. Merrell (71) et chez les *Anthemis*, d'après J. Holmgren (51). La dégénérescence des autres macrospores débute, le plus souvent, par celle qui se situe le plus près du micropyle et elle s'étend progressivement aux deux autres éléments non fonctionnels. Les *Anten-*

naria, d'après O. Jucl (60 et 61), et les *Dahlia*, selon B. Palm (83 et 84), fournissent des exemples de ce comportement.

D'autres fois, c'est la macrospore micropylaire qui donne naissance au sac embryonnaire et non la macrospore chalazienne. Entre les deux tendances, il existe toutes sortes de termes de passage. C'est ainsi que les quatre spores peuvent commencer à se développer également. Quand la macrospore micropylaire fournit le sac embryonnaire définitif, la macrospore chalazienne peut encore, mais rarement, arriver à former un sac embryonnaire adulte ; en général, le second gamétophyte avorte à un stade plus ou moins avancé de son développement. Quand le sac chalazien parvient à maturité il présente une inversion de polarité, l'oosphère et les synergides se localisant du côté interne de l'ovule ; l'exemple classique de cette disposition dont l'exactitude est mise cependant en doute par K. Afzelius (2), a été observée dans l'*Aster novæ angliæ*, par C.J. Chamberlain (17) en 1895. En résumé, il semblerait que chez les Astérées, les Cichoriées et les Sénécionées, le sac embryonnaire puisse provenir aussi bien de la macrospore chalazienne, que de la macrospore micropylaire, que, chez les Inulées, les Hélianthées et les Anthémidées, seule la macrospore chalazienne serait fonctionnelle, enfin, que la macrospore micropylaire serait seule à l'origine du sac chez les Calendulées .

Quand il existe une archéspore pluricellulaire, plusieurs tétrades de macrospores peuvent prendre naissance, mais la plupart des sacs embryonnaires avortent à un stade relativement précoce de leur développement et, souvent, un seul d'entre eux parvient à maturité.

Le sac embryonnaire adulte comprend les huit noyaux normaux ; mais, dans certains cas, il existe un nombre supérieur de noyaux ; ainsi, chez le *Crepis capillaris*, H. Gerassimova (38) signale l'adjonction, aux constituants normaux du sac, de quelques oosphères, dont il n'explique d'ailleurs pas l'origine.

A côté des sacs monosporiques, il n'est pas rare d'observer chez les Composées la formation de sacs tétrasporiques ; dans ce cas les quatre noyaux qui proviennent, après la méiose, de l'archéspore, restent inclus dans une même cellule et entrent tous dans la constitution du sac embryonnaire. Les sacs peuvent répondre à des types différents qui ne sont pas tous représentés chez les Composées ; par exemple, au type *Drusa* (44) appartiennent le *Chrysanthemum Parthenium* et le *Tanacetum vulgare*, décrits par F. Fagerlind (34) en 1941. En théorie, le sac embryonnaire comprend alors seize noyaux qui proviennent de la division des quatre mégaspores. Dès la fin de la méiose, trois d'entre elles vont se localiser dans la région chalazienne du sac embryonnaire et une seulement demeure dans la partie micropylaire ; il se produit une disposition 1 + 3 suivie par les stades 2 + 6, puis 4 + 12. Le groupe quadricellulaire

est à l'origine de l'oosphère, des synergides et du noyau polaire supérieur, les douze noyaux donnent naissance à onze antipodes et au noyau polaire inférieur.

Le type complet est rarement atteint chez les Composées. Ainsi, le *Chrysanthemum Parthenium* présente une série de variations qui laissent supposer, ou qu'il existe plusieurs races de la plante, ou qu'interviennent des influences extérieures. D'après B. Palm (84), le sac embryonnaire du *C. Parthenium* renferme seize noyaux avant d'avoir subi le moindre cloisonnement. Dans la partie supérieure apparaissent alors huit noyaux correspondant aux éléments normaux. Aux trois antipodes s'ajoutent quatre autres cellules et, tout à fait à la base, une dernière cellule qui fonctionne également comme une antipode, mais qui demeure tétranucléée. F. Fagerlind (34), a étudié deux spécimens de la même espèce. Dans le spécimen 1, les mégaspores prennent des positions variables et, souvent, les trois noyaux situés vers la chalaze entrent en un contact étroit. Quand le sac embryonnaire s'allonge, les noyaux se séparent par des vacuoles, puis ils se divisent simultanément en donnant naissance à huit noyaux ; les deux noyaux chalaziens, plus petits, dégénèrent rapidement. Le gamétophyte comprend, en définitive, quatorze noyaux qui fournissent, l'oosphère, les deux synergides, les deux noyaux polaires et les antipodes, dont l'une, située vers la chalaze, est initialement plurinucléée, mais devient uninucléée grâce à la réunion en un seul des différents noyaux. Dans le spécimen 2 qui provient d'une localité différente, le noyau de la mégaspore chalazienne dégénère aussitôt après sa formation. Les trois autres noyaux se divisent en six, puis douze noyaux. Dans le sac embryonnaire adulte, la cellule antipodiale basale est plurinucléée, les autres demeurent uninucléées.

En s'adressant à la même espèce, mais récoltée au Botanical Garden de Brooklyn, à New-York, P. Maheshwari et A. Haque (67) ont observé les stades habituels à quatre et huit noyaux, après quoi tous les noyaux se divisent une fois encore ; au nombre de seize il se répartissent de la façon suivante : quatre dans la partie micropylaire du sac fournissent l'oosphère, les deux synergides et un noyau polaire ; les autres donnent naissance au second noyau polaire et à onze antipodes.

Chez le *Tanacetum vulgare*, le sac renferme tout d'abord les quatre mégaspores disposées en ligne. Des vacuoles apparaissent entre les noyaux qui peuvent tous se diviser pour donner huit noyaux, mais le noyau chalazien ne subit généralement pas de cinèse ; il dégénère rapidement. Celui qui lui est superposé peut également ne pas se diviser, si bien que, à ce stade, le sac embryonnaire renferme ou huit ou sept ou simplement six noyaux. Après la division suivante à laquelle tous les noyaux prennent part, le gamétophyte femelle comprend seize, quatorze ou seulement douze noyaux. Com-

me il se produit fréquemment des phénomènes de dégénérescence portant sur un ou deux des noyaux chalaziens, il n'est pas rare que les sacs embryonnaires renferment un nombre de noyaux inférieur à douze.

Le type *Fritillaria* se rencontre également chez les Composées. Il est caractérisé par le fait que quatre divisions nucléaires, au lieu de trois, interviennent entre le stade de la cellule mère des macrospores, et la différenciation de l'œuf et des synergides : trois des macrospores émigrent dans la région chalazienne du sac embryonnaire et une macrospore demeure dans la région micropylaire. Tous les noyaux se divisent alors simultanément, mais les trois fuseaux chalaziens s'unissent pour former un unique et volumineux fuseau, si bien que le sac embryonnaire redevient tétranucléé, avec deux noyaux micropylaires haploïdes et deux noyaux chalaziens triploïdes qui engendrent trois antipodes et le second noyau polaire. Par fusion des noyaux polaires, il se forme un noyau secondaire tétraploïde. C'est à ce type *Fritillaria* que se rapporte, d'après F. Fagerlind (33), P. Maheshwari et A. R. Srinivasan (68) et W. Rosen (95) les sacs embryonnaires des *Rudbeckia amplexicaulis*, *bicolor* et *amplexicaulis*. Il est probable que le gamétophyte femelle du *Rudbeckia hirta* présente une même origine, bien que B. Palm (87) ait décrit à ce sujet un mode différent de développement. Une forme de l'espèce *Rudbeckia*, dite *laciniata* a été rapportée par W. Rosen (43), à un type différent, le type *Adoxa* que nous décrivons ci-dessous, mais F. Fagerlind pense qu'il s'agit encore du type *Fritillaria*, modifié par la formation d'un noyau de restitution. C'est encore à ce même type que les *Gaillardia pulchella* et *aristata* appartiendraient d'après Rosen.

Des sacs embryonnaires du type *Adoxa* se rencontreraient, d'après Bergman (7), chez le *Leontodon hispidus* à côté de sacs monosporiques du type normal. Le type *Adoxa* n'est autre que celui que l'on a longtemps désigné sous le nom de *Lilium* et se caractérise par le fait que les quatre macrospores subissent une seule division avant de fournir le sac embryonnaire adulte où les huit noyaux se disposent normalement. Chez le *L. hispidus*, il se produit une file de quatre macrospores séparées par des cloisons qui peuvent ou persister ou disparaître. Dans ce dernier cas, les noyaux se divisent une fois chacun donnant naissance à un sac du type *Adoxa*.

Les Composées présentent également des cas où les sacs embryonnaires appartiennent à un type aberrant ou non classé. Il en est ainsi du *Balsamita vulgaris* étudié par F. Fagerlind (33) et du *Chrysanthemum cinerariaefolium* étudié par G. Martinoli (70). En particulier, le sac embryonnaire de cette dernière espèce est tétrasporique et les macrospores prennent la position 1 + 2 + 1, une à chaque pôle et deux dans la région centrale du sac. Les deux noyaux centraux, qui sont séparés des autres par des vacuoles, peuvent avoir

un sort variable : ou il se fusionnent pour donner naissance à un noyau diploïde, ou ils demeurent cote à cote. Dans le premier cas, la première cinèse fournit six noyaux représentés par une paire de noyaux haploïdes aux deux pôles et une paire de noyaux diploïdes au centre. A la division suivante, douze noyaux sont obtenus qui se répartissent de la sorte : quatre micropylaires fournissant l'œuf, les deux synergides et un noyau polaire, tous haploïdes ; une tétrade chalazienne correspondant à quatre antipodes haploïdes ; au centre, deux noyaux diploïdes engendrant le second noyau polaire et les trois antipodes. Dans certains cas, le nombre des noyaux peut descendre au-dessous de douze, certaines cinèses ne s'étant pas produites, soit dans la région centrale, soit dans la région chalazienne du sac embryonnaire. Dans le second cas, la macrospore micropylaire donne encore naissance à l'oosphère, à deux synergides et à un noyau polaire, mais la dyade centrale ne subit pas de division et il n'y a aucune régularité dans le comportement de la tétrade chalazienne ; par là, le sac embryonnaire adulte offre un nombre de noyaux pouvant varier de six à dix.

En ce qui concerne la structure du sac embryonnaire adulte, les synergides méritent tout d'abord une mention spéciale. Chez un certain nombre d'espèces, appartenant à des genres différents, leur structure permet de leur attribuer les propriétés d'un haustorium. C'est ainsi que chez les *Calendula*, l'une des synergides s'allonge au point de traverser parfois le micropyle et atteindre le funicule (K.V.O. Dahlgren, 1924). Il en va de même pour le genre voisin, *Dimorphotheca*. En dehors des *Calendulées*, on signale la présence des synergides à fonction haustoriale probable chez une *Arctotidée*, l'*Ursinia anthemidoides* et A. Rodolico (92 et 93), chez le *Buphthalmium salicifolium*, le *Cupularia graveolens* et l'*Inula viscosa*, mentionne la présence de synergides formées de deux portions, réunies par une région rétrécie ; l'une d'entre elles est vésiculeuse et dirigée vers le micropyle ; l'autre contient le noyau. Le rôle haustorial des synergides est beaucoup plus douteux mais cependant possible chez les *Helianthus*, les *Artemisia* et les *Cichorium*.

Les antipodes montrent, dans la famille, de très grandes variations, aussi bien en ce qui concerne leur nombre que leur disposition ou leur forme. Nous avons déjà vu que l'accroissement du nombre de ces cellules était fréquent et, variable, le nombre des noyaux qu'elles contiennent. Nous nous contenterons de rappeler quelques exemples donnés par P. Maheshwari. Chez le *Grindelia squarrosa*, il se formerait seulement deux antipodes d'après D. T. Howe (54), mais l'une d'entre elles plus proche du micropyle est binucléée. Chez les *Artemisia*, selon R. A. Diettert (28), le nombre des antipodes varie de trois à six et chacune de ces cellules peut renfermer deux ou même plus de deux noyaux ; l'antipode qui se

trouve située près de la chalaze s'allonge fréquemment et pénètre dans le tissu chalazien. Chez le *Rudbeckia bicolor*, étudié par P. Maheshwari et A. R. Srinivasan (68), le sac embryonnaire qui appartient au type *Fritillaria*, possède des antipodes triploïdes qui deviennent plus volumineuses que l'oosphère ou les synergides. La cellule antipodiale centrale persiste tout particulièrement et peut encore se reconnaître aux stades qui suivent la fécondation.

FECONDATION :

Le tissu conducteur du style se prolonge à la surface intérieure de la cavité ovarienne. Le tube pollinique est endotrope dans le style puis ectotrope dans l'ovaire ; il pénètre par le micropyle et le cas du *Blainvillea rhomboidea*, où W. Doll (29) signale la chalazogamie, est certainement exceptionnel. Dans le micropyle de certaines espèces, il existe des poils plasmatiques, dirigés vers le sac embryonnaire, que L. Guignard (42) semble avoir signalés le premier chez le *Lampsana communis*. Ils ont été décrits depuis par K. V.O. Dahlgren (24) et par K. Schnarf (105) chez de nombreuses espèces appartenant aux genres *Centaurea*, *Silybum*, *Cirsium*, *Carduus*, *Arctium*, *Mutisia*, *Lactuca*, *Helianthus* et *Crepis*.

La double fécondation a été vérifiée pour un nombre déjà important de genres. Le temps qui s'écoule entre la pollinisation et la division des noyaux fécondés, ou période de latence, est fort courte. Chez le *Crepis capillaris*, par exemple H. Gerassimova (38) signale que le noyau de l'albumen subit sa première division de 4 à 7 heures après la pollinisation et que la seconde division prend place 1 à 3 heures après. Le zygote se cloisonne seulement au bout de 5 à 10 heures dans cette espèce. Cette différence de comportement du premier noyau de l'albumen et du noyau de l'oospore est loin d'être toujours observée et nous croyons intéressant de redonner, à ce sujet, le tableau détaillé de la fécondation du *Taraxacum-Kok-saghyz* (p. 24), d'après W. Poddubnaja-Arnoldi et V. Dianova (88).

*
* * *

ALBUMEN :

L'albumen peut être cellulaire ou nucléaire ; mais dans l'état actuel de nos connaissances, il apparaît que c'est la forme cellulaire qui domine de beaucoup chez les Composées, puisqu'elle avait déjà été signalée dans toutes les tribus à l'époque où paraissait le « Vergleichende Embryologie des Angiospermen » de K. Schnarf, soit en 1931 ; pour les Mutisiées, on ne possédait cependant pas encore de données. Les albumens nucléaires semblaient être caractéristiques des sous-tribus des Carduinées et des Centau-

TARAXACUM KOK-SAGHYS

Temps écoulé après pollinisation	Vitesse de croissance du tube pollinique	Développement de l'embryon	Développement de l'albumen
15 minutes	entrée du tube pollinique dans le sac embryon- naire.		
45 minutes	le tube pollinique se décharge dans le sac et les gamètes s'appro- chent de l'œuf et du noyau secon- daire.		
1 h. 15		syngamie	triple fusion
3 h. 50			première division de l'albumen
5 h.		première division du zygote	
6 h. 15		proembryon bi- cellulaire	albumen binucléé
8 h. 15		embryon quadri- cellulaire	albumen quadri- cellulaire
24 h. 45		proembryon mul- ticellulaire	albumen multi- nucléé

réinées. Seulement, dans beaucoup de cas les renseignements étaient contradictoires et demandaient à être vérifiés. Les travaux parus depuis cette époque sont relativement peu nombreux et ne portent que sur des genres isolés. D'autre part, quand l'albumen est cellulaire, la première paroi qui se forme après la fécondation peut être parallèle à l'axe du sac ou lui être perpendiculaire. Nous ne donnerons, ici, aucun détail sur l'albumen, dont l'étude fera, avec celle de l'embryon, le sujet principal de notre travail. Il nous suffira de rappeler les publications que nos prédécesseurs ont déjà fait paraître à ce sujet.

EMBRYON :

Les lois du développement de l'embryon ont déjà été énoncées très clairement par R. Souèges (110 et 111), à propos du *Senecio vulgaris* L., qui, dans la classification périodique de cet auteur, constitue le type représentatif du mégarchétype II dans la première période du système.

Dans cet archétype du *Senecio vulgaris*, l'oospore en se segmentant transversalement, isole deux cellules superposées : une cellule apicale *c a* dirigée vers le centre du sac embryonnaire et une cellule basale *c b* qui reste fixée au micropyle. Une tétrade en T régulière, de la catégorie A₂ est engendrée par cloisonnement vertical de l'élément apical et division horizontale de l'élément basal. Elle comprend l'étage *q* formé de deux blastomères situés sur un même plan et les étages *m* et *c i* unicellulaires et superposés.

A partir de l'étage *q*, il se forme, à la suite de cloisonnements verticaux, quatre quadrants régulièrement disposés autour de l'axe. En même temps, l'étage *m* et l'étage *c i* se divisent, le premier longitudinalement et le second transversalement. L'embryon octocellulaire alors réalisé comprend un étage de plus que n'en comporte la tétrade, l'élément *c i* s'étant divisé en deux cellules superposées *n* et *n'*.

Les quadrants se segmentent tous, de manière identique, par une paroi oblique s'insérant sur la membrane périphérique et venant s'attacher, à proximité de l'axe, sur la paroi séparant les deux étages *q* et *m*.

L'étage *m*, par différenciation de parois verticales, est formé à la même époque, de quatre éléments circumaxiaux tandis que l'étage *n* devient bicellulaire et que la cellule *n'* se subdivise en deux nouveaux étages superposés *o* et *p*.

Le proembryon comprend de la sorte seize cellules. A ce stade, qui correspond à la quatrième génération, l'équipollence des blastomères est conservée, puisqu'une moitié des éléments provient de la cellule apicale, et l'autre moitié de la cellule basale, par bipartition régulière des blastomères. Cette régularité dans les divisions n'est pas conservée par la suite, mais, dès ce moment, il s'est différencié les étages définitifs à partir desquels s'édifient les parties fondamentales de la plante.

Il a été dit plus haut que les quadrants de l'étage *q* se sont segmentés par des parois obliques. Ils se trouvent partagés en deux parties égales qui sont des prismes triangulaires aux bases inversement inclinées et en disposition croisée l'un par rapport à l'autre. Dans les quatre prismes à direction verticale, ou prismes α , c'est-à-dire dans les cellules adjacentes à l'axe, il s'établit bientôt des parois transversales, séparant les initiales d'épiderme et les initiales d'écorce. Ces dernières pourraient, en se segmentant transversalement, donner naissance à deux couches d'initiales d'écorce : c'est donc

une véritable épiphyse qui se constitue aux dépens des quatre cellules α circumaxiales provenant des quadrants. Les éléments qui sont éloignés de l'axe, peuvent également participer à la construction de l'épiderme et du méristème cortical interne des cotylédons.

Dans les prismes horizontaux ou prismes β , la première cloison est verticale, isolant le dermatogène et des éléments qui, en se divisant encore tangentiellement, donnent naissance aux éléments initiaux du méristème vasculaire et du méristème cortical externe des cotylédons.

L'étage m donne naissance à l'hypocotyle. Les quatre cellules qui le constituent dans le proembryon à seize cellules se cloisonnent par deux fois, tangentiellement, isolant le dermatogène d'abord, puis le périblème et le plérome. Le péricycle se sépare à l'aide de parois verticales qui apparaissent dans le plérome, après que les initiales se sont cloisonnées transversalement à une ou deux reprises.

Les deux étages n et o produisent un tissu hypophysaire. L'étage n , unicellulaire au stade à huit cellules, comprend rapidement quatre éléments circumaxiaux à la suite de la formation de deux cloisons méridiennes. Des parois, le plus souvent normales aux cloisons méridiennes, isolent quatre nouvelles cellules circumaxiales, qui sont les initiales de l'écorce de la racine, et quatre éléments périphériques qui fournissent, en se segmentant surtout tangentiellement, les portions latérales de la coiffe.

L'étage o est encore unicellulaire au stade à 16 cellules ; il donne d'abord quatre éléments circumaxiaux qui, en se divisant tangentiellement et, plus rarement, horizontalement, sont à l'origine de la portion centrale de la coiffe.

La cellule p , donne naissance à une dizaine d'éléments séparés par des parois transversales, ne présentant pas de différenciation spéciale et dont l'ensemble constitue un suspenseur filamenteux.

Ces résultats peuvent être résumés dans un tableau récapitulatif des lois du développement chez le *Senecio vulgaris** :

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DÉVELOPPEMENT

I. — PREMIÈRE GÉNÉRATION

Proembryon à deux cellules (ca qui engendre $pco + prt$
disposées en deux étages (cb qui engendre $phy + ic\bar{c} + iec + co + s$

* Voir Souèges (R.), Embryogénie et classification — 3^{ème} fasc. — Essai d'un système embryogénique. (Partie spéciale : première période du système). Hermann et Cie, édit. PARIS - 1948.

II. — DEUXIÈME GÉNÉRATION (TÉTRADE)

Proembryon à quatre cellules $\left\{ \begin{array}{l} q \text{ qui engendre } pco + prt \\ m \text{ qui engendre } phy + icc \\ ci \text{ qui engendre } iec + co + s \end{array} \right.$
disposées en trois étages

III. — TROISIÈME GÉNÉRATION (QUADRANTS)

Proembryon à huit cellules $\left\{ \begin{array}{l} q \text{ qui engendre } pco + prt \\ m \text{ qui engendre } phy + icc \\ n \text{ qui engendre } iec \\ n' \text{ qui engendre } co + s \end{array} \right.$
disposées en quatre étages

IV. — QUATRIÈME GÉNÉRATION

Proembryon à seize cellules $\left\{ \begin{array}{l} q \text{ qui engendre } pco + prt \\ m \text{ qui engendre } phy + icc \\ n \text{ qui engendre } iec \\ o \text{ qui engendre } co \\ p \text{ qui engendre } s \end{array} \right.$
disposées en cinq étages

*
.

Ce tableau démontre clairement que le *Senecio vulgaris* peut être considéré, dans la première période du système embryogénique, comme représentatif du mégarchétype II, que définit la formule suivante :

$$cb = phy + icc + iec + co + s$$

La cellule basale donne naissance à la partie hypocotylée, aux initiales du cylindre central, aux initiales de l'écorce au sommet radiculaire, à la coiffe et au suspenseur.

Les résultats, obtenus par R. Souèges sur le *Senecio vulgaris*, sont les premiers à avoir été énoncés de façon claire et systématique. Auparavant, E. Carano (11), avait examiné le *Bellis perennis* L., le *Calendula arvensis* L., l'*Helianthus annuus* L. et le *Cichorium Intybus* L., espèces qui se développent, dans leurs grandes lignes, selon des lois identiques à celles que l'on observe chez le *Senecio vulgaris*. Il est intéressant de résumer les données de E. Carano et d'établir la correspondance entre sa terminologie et celle que l'on utilise actuellement en embryogénie. D'après le savant italien, l'embryon des *Helianthus*, s'édifie au moyen de quatre segments primitifs, qui sont produits à partir de l'oospore dans l'ordre basipète et sont désignés par les lettres A, B, C et D. C'est la cellule apicale du proembryon bicellulaire qui est à l'origine du segment A, à partir duquel se constituent les quadrants, puis les cotylédons et

le point végétatif de la tige. A partir de la cellule basale du proembryon bicellulaire, il se détache d'abord, à la suite d'un cloisonnement transversal, le segment B, d'où dérivent l'hypocotyle et les initiales du cylindre central à l'extrémité radiculaire. Les segments C et D sont formés directement et successivement par la cellule basale, après la différenciation du segment B : la cellule basale sépare le segment D et, avant de s'épuiser, isole encore un dernier élément la « cellule méristématique » qui détache du côté inférieur, de nombreuses cellules du suspenseur se développant surtout en direction basifuge et, du côté supérieur, quelques éléments qui participent également à la construction du suspenseur. Le segment C fournit les initiales de l'écorce au sommet radiculaire ; le segment D est à l'origine de la portion moyenne de la coiffe, dont les parties latérales sont produites également par des cellules périphériques des segments C et B.

La concordance est parfaite entre les résultats obtenus par R. Souèges sur les *Senecio* et les observations de E. Carano sur les *Helianthus*, car les segments A, B, C et D sont respectivement identifiabiles, d'après leur origine et leurs destinées, aux étages *q*, *m*, *n* et *o*.

Chez les *Bellis*, les segments A, B et C de E. Carano correspondent encore aux étages *q*, *m* et *n* de Souèges, mais après avoir différencié le segment C, la cellule basale donne, de suite, naissance à la cellule méristématique dont le cloisonnement transversal isole le segment D, du côté de l'embryon, et les quelques éléments du suspenseur, du côté inférieur.

Chez les *Calendula*, les segments A et B sont identiques aux étages *q* et *m*, mais la cellule basale différencie, aussitôt après l'identification du segment B, une cellule méristématique qui donne successivement, à sa partie supérieure, les segments C et D, et, inférieurement, les nombreux éléments du suspenseur.

Ainsi, les initiales de l'assise calyptrogène dériveraient chez le *Bellis*, non pas directement de la cellule *o* de l'embryon à seize éléments, mais de sa cellule fille supérieure et, chez les *Calendula*, l'étage *n*, donnerait naissance, non seulement aux initiales de l'écorce au sommet radiculaire, mais aussi à celles de la coiffe. Dans ce dernier cas, les lois du développement ne sont plus respectées dès la troisième génération, l'étage *n*' intervenant uniquement dans la construction d'une partie du suspenseur et ne participant pas à l'édification de la coiffe. Chez les *Calendula*, la cellule *n* du proembryon octocellulaire se comporterait donc comme une véritable cellule hypophysaire et l'embryon s'apparenterait étroitement à celui du *Polygala vulgaris* L. et de l'*Impatiens Balfourii* Hook. Ces résultats, s'ils se confirmaient, seraient-ils de nature à autoriser, comme l'a écrit D. A. Johansen (57), une subdivision des Composées en

plusieurs sous-familles ? Ce sont là des points sur lesquels nous espérons pouvoir apporter quelques précisions nouvelles.

En tous cas, toutes les Composées qui ont été examinées à cette époque et depuis lors, se développent selon des lois fondamentalement identiques à celles que l'on observe chez le *Senecio vulgaris*, même les *Calendula* qui, si elles présentent une hypophyse véritable, ont même tétrade et même disposition des quadrants que le type.

APOMIXIE :

La substitution de la reproduction asexuée à la reproduction sexuée, ou *apomixie*, n'est pas rare chez les Composées. Dans le cas de certains *Crepis*, Emerson a signalé en 1929, le développement du sporophyte à partir d'une oosphère non fécondée, contenant donc un nombre haploïde de chromosomes. C'est un exemple de parthénogenèse générative. Mais les Composées présentent surtout des cas d'apomixie survenant dans des sacs embryonnaires diploïdes. Il y a aposporie *générative* si le sac provient d'une archéspore et aposporie *somatique* si le sac provient d'une autre cellule du nucelle.

Aposporie générative :

Dans certains cas d'aposporie générative, la division de la cellule-mère des macrospores est de type purement somatique. J. Holmgren (52), a décrit, chez l'*Eupatorium glandulosum*, un tel cas d'apomixie. La cellule-mère des macrospores s'allonge fortement, se vacuolise et détruit l'épiderme nucellaire. Lors de la mitose il ne se produit ni synapse, ni appariement des chromosomes. Les divisions nucléaires donnent naissance à un sac embryonnaire à huit noyaux. L'embryon se développe à partir de l'oosphère diploïde, sans fécondation. C'est un comportement semblable que K. Esau (31) a mis en évidence dans une race à 7 chromosomes du *Parthenium argentatum* : la cellule-mère des macrospores s'agrandit, se vacuolise et fonctionne directement en cellule-mère des macrospores.

Dans d'autres cas, la division de l'archéspore est semi-hétérotypique, c'est-à-dire qu'elle commence comme une prophase méiotique, mais qu'il ne s'organise pas de plaque équatoriale à la métaphase ; les chromosomes sont dispersés dans le fuseau.

D'autre part, ce mode de division est souvent suivi de la formation d'un « noyau de restitution », tous les chromosomes se trouvant finalement inclus à nouveau dans une même membrane nucléaire. Division semi-hétérotypique et noyau de restitution ont été signalés par S. Okabe (79) en 1932, chez l'*Ixoris dentata*, Composée triploïde et apomictique. Il en va de même pour les espèces polyploïdes des *Taraxacum*, d'après I. Osawa (82), P. B. Sears (108),

W. Poddubnaja-Arnoldi et V. Dianowa (88), A. Gustafsson (43) et F. Fagerlind (33).

Chez les *Erigeron* des cas d'apomixie ont été également signalés pour certaines espèces. C'est ainsi que l'*E. annuus* se reproduit uniquement par apomixie, en formant un noyau de restitution pendant la première division de la méiose. Enfin, récemment B. Bergman (9) a décrit de nombreuses variations dans le développement de plusieurs espèces appartenant, dans le genre *Hieracium*, au sous-genre *Archihieracium*. Dans certains cas, la division de l'archésore se fait par mitose somatique et donne directement le sac embryonnaire. Dans d'autres cas, les deux divisions de la méiose se produisent, mais les chromosomes ne s'appariaient pas, provoquant des perturbations dans la formation de la tétrade, et l'ensemble des macrospores avorte. Dans tous les autres cas, il se produit une dyade, sans réduction chromatique, et l'une des deux cellules engendrées donne naissance au sac embryonnaire. La dyade peut être obtenue par division semi-hétérotypique avec formation d'un noyau de restitution. Parfois les chromosomes prennent, lors de la division de l'archésore, l'aspect court, épais et contracté propre à la méiose, mais ils ne s'appariaient pas, se groupent tardivement sur la plaque équatoriale, puis se divisent longitudinalement, se répartissent finalement en deux noyaux-fils. C'est le processus de division pseudo-homéotypique. Rarement, la division hétérotypique a lieu, mais est suivie, d'une inter-cinèse prolongée, pendant laquelle les chromosomes se divisent longitudinalement restaurant le nombre diploïde de chromosomes.

Aposporie somatique :

Chez le *Hieracium Pilosella*, il se développe d'après O. Rosenberg (97) et G. Gentscheff (37) une cellule somatique qui peut être aussi bien placée au voisinage immédiat de la cellule-mère normale du sac embryonnaire, que vers la chalaze. L'aposporie somatique débute par une forte croissance de la cellule, une période d'hydratation accompagnée d'une augmentation notable du volume nucléaire. L'aposporie somatique a été retrouvée à la fois dans des espèces appartenant aux sous-genres *Archihieracium* et *Pilosella*. Chez les *Crepis*, G. L. Stebbins et J. A. Jenkins (115) ont également signalé des cas d'aposporie.

En dehors de ces quelques exemples d'apomixie qui ont été choisis parmi beaucoup d'autres et qui se rattachent à des types répandus chez les Angiospermes, il en est certains qui sont plus difficiles à classer ; tel est celui de l'*Antennaria alpina*, et de quelques espèces appartenant au même genre, étudiées par O. Juel (60), G. L. Stebbins (114) et B. Bergman (8). La cellule-mère des macrospores peut se diviser mitotiquement, donnant naissance à un sac

embryonnaire diploïde, mais fonctionnel. Elle peut ainsi subir une méiose, mais les chromosomes s'éparpillent sur le fuseau, lors de la première division, et certains d'entre eux sont perdus au moment de la séparation des chromosomes ; d'autre part, si leur nombre est réduit dans les noyaux-fils, ce nombre n'est cependant pas exactement haploïde. C'est pourquoi, il peut encore se produire une tétrade, plus souvent même, 5 à 7 cellules sont formées, mais le gamétophyte qui provient de ces éléments anormaux dégénère rapidement.

Organisation des sacs embryonnaires aposporiques :

Les sacs embryonnaires aposporiques renferment généralement huit noyaux, mais la polarité n'est pas toujours respectée et on observe un manque d'organisation au niveau des différents éléments qui les constituent. En particulier, le nombre des noyaux polaires est extrêmement variable, mais aussi leur comportement. C'est ainsi que, chez les *Taraxacum* (88), l'albumen qui en provient est tétraploïde, ce qui prouve qu'il n'y a pas eu fusion des deux noyaux polaires avec un gamète mâle. Chez l'*Antennaria alpina* (60) et l'*Alchemilla arvensis* (74), l'albumen est diploïde, chacun des noyaux polaires se divisant séparément. Chez l'*Eupatorium glandulosum* (53) et l'*Ixeris dentata* (86), l'albumen peut être diploïde ou tétraploïde.

L'embryon dans les sacs embryonnaires aposporiques :

L'embryon est souvent parthénogénétique, l'oosphère diploïde pouvant fournir le sporophyte ; beaucoup plus rarement, il tire son origine d'un autre élément du sac (apogamie diploïde). Le plus souvent, l'action stimulante de la pollinisation est nécessaire pour provoquer son développement et il arrive même que la triple fusion puisse se produire.

Chez les *Rudbeckia laciniata* et *speciosa*, E. Battaglia (5 et 6) a rapporté l'existence de chimères provenant d'un développement à part du noyau mâle haploïde qui a pénétré dans la cellule diploïde femelle. Ces chimères embryonnaires présentent surtout des noyaux diploïdes, mais aussi quelques noyaux haploïdes. Le noyau secondaire, au contraire, s'unit au second gamète mâle et l'albumen est pentaploïde.

Le tableau que nous venons de dresser de nos connaissances sur l'embryologie des Composées, permet de comprendre les raisons qui nous ont poussés à choisir l'étude de l'origine de l'albumen et de l'embryon. Alors que tous les phénomènes qui se situent entre la différenciation de l'archéspore et la fécondation sont actuellement déjà bien connus et que les constatations faites à leur sujet concordent généralement quel qu'en soit l'auteur, des divergences profondes de vue subsistent en ce qui concerne l'état nucléaire ou cel

lulaire de l'albumen. Les contradictions sont nombreuses, parfois pour une même espèce et fréquemment, en ce qui concerne un même genre. Trop souvent, on a conclu à la présence d'un albumen cellulaire, parce que l'albumen à quatre ou huit noyaux était déjà cloisonné. Or, certains embryologistes ont cru pouvoir affirmer que la première division pouvait, dans certains cas, donner naissance à deux noyaux libres dans le cytoplasme, les cloisons n'apparaissant qu'au stade tétranucléé. On ne peut donc pas affirmer qu'un albumen est du type cellulaire, si on n'a pas mis en évidence la présence d'une paroi dès le stade binucléé. D'autre part, les cloisons initiales sont extrêmement fines et ont pu, dans certains cas, passer inaperçues. C'est pourquoi, nous nous sommes attachés à déterminer, aussi souvent que nous l'avons pu, la présence ou l'absence de cette paroi entre les deux premiers noyaux de l'albumen. En outre, l'embryogénie des Composées semble homogène en ce sens que les lois du développement de l'embryon, selon toute vraisemblance, dans tous les cas étudiés, même incomplètement, sont conformes à celles de l'archétype du *Senecio vulgaris* ; mais on est encore très peu fixé sur la fréquence des types dérivés décrits par E. Carano. Dans un assez grand nombre d'espèces nous avons pu suivre avec précision le développement de l'embryon, apportant à ce sujet une contribution qui n'était certainement pas inutile.

Etude spéciale de quelques espèces dans les tribus envisagées

TUBULIFLORES

TRIBU DES VERNONIÉES

L'embryologie des Vernoniées nous est, aujourd'hui encore, à peu près inconnue. Dahlgren (26) signale la présence d'un albumen cellulaire chez une espèce indéterminée appartenant au genre *Vernonia*.

TRIBU DES EUPATORIÉES

D'après Dahlgren (24), la première division de l'albumen chez l'*Ageratum mexicanum*, s'accompagne de la formation d'une paroi transversale. La cellule chalazienne et la cellule micropylaire ainsi formées se diviseraient à l'aide de cloisons verticales ou plus ou moins obliques. Il semblerait que, pendant quelque temps, les cinèses se produisent simultanément dans toutes les cellules de l'albumen.

En ce qui concerne l'albumen, Holmgren, chez l'*Eupatorium glandulosum*, note des particularités assez intéressantes. En 1916 (52), il mentionne que, dans cette espèce, la division du noyau initial s'accompagne d'un cloisonnement et que la formation du tissu endospermique s'accomplit uniquement selon le mode cellulaire. Mais, en 1919 (53), il distingue deux cas selon que les noyaux polaires se sont fusionnés ou non en un noyau secondaire au moment de la fécondation. Holmgren ne s'explique pas sur le mode d'intervention du gamète mâle dans ce mode particulier de formation de l'albumen. S'il existe un noyau secondaire, la première cinèse est toujours accompagnée de la formation d'une paroi ; si les

noyaux polaires restent séparés, il se divisent chacun pour leur compte et un stade nucléaire précède la constitution de l'albumen cellulaire. Dans ce dernier cas, il existe au maximum quatre noyaux libres ; la formation de cellules est toujours très précoce. Chez l'*Eupatorium glandulosum*, il n'est pas rare que la première cloison, apparue dans l'albumen, se situe dans l'axe longitudinal du sac embryonnaire.

Tout récemment, J. Mitra (72) vient de signaler la présence d'un albumen cellulaire chez l'*Ageratum conyzoides* et le *Mikania scandens*. Chez le *Grangea maderospatana*, l'albumen serait en partie nucléaire et en partie cellulaire.

TRIBU DES ASTÉRÉES

ERIGERON CANADENSIS L.

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire au moment de la fécondation, comprend une oosphère, deux synergides et un noyau secondaire. Nous pensons pouvoir identifier comme des antipodes, en raison de leur rapport avec les autres éléments du sac, les cellules situées à l'extrémité chalazienne du sac embryonnaire (fig. 13). En nombre variable, elles sont uninucléées ou multinucléées ; leur protoplasme est dense et l'antipode inférieure est souvent plus volumineuse (fig. 13).

Chez l'*Erigeron glabellus*, E. Carano (15) a observé, dans un cas, deux cellules antipodiales ; l'une renferme deux noyaux et l'autre, dirigée vers la chalaze se développe en un long tube. Mais il a également, dans cette même espèce, noté l'absence fréquente d'antipodes, quand il se développe des sacs embryonnaires en surplus. Dans l'*Erigeron karwinskianus*, le même auteur a signalé dans certains cas l'existence d'antipodes nombreuses, mais, le plus fréquemment, le gamétophyte ne contient que la triade antipodiale théorique. Chez l'*Erigeron alpinus* L., A. Chiarugi (19) a signalé dans le sac tétrasporique, la présence de onze antipodes, dont trois proviennent de la macrospore qui fournit également l'un des noyaux polaires ; les huit autres antipodes prennent naissance à partir des deux autres macrospores.

Pour W. J. G. Land (63), l'albumen se cloisonne immédiatement après la première cinèse chez l'*Erigeron philadelphicus* et l'*Erigeron strigosus* Muhl. ; la paroi initiale est verticale et la seconde, perpendiculaire à la première. Dahlgren (24) décrit un albumen tétracellulaire chez l'*Erigeron aurantiacus*. Cependant, c'est un albumen du type nucléaire que Holmgren (53) dessine à propos de l'*Erigeron* cfr. *annuus*. Chez l'*Erigeron canadensis* L., nous avons noté la présence d'un tissu cloisonné dans des albumens compor-

tant seulement un nombre réduit de noyaux (fig. 14). La disposition symétrique des cellules par rapport à l'axe du sac embryonnaire permet de supposer que, à partir de la fécondation du noyau secondaire, chaque division nucléaire a été accompagnée de la différenciation d'une paroi. Dans les albumens jeunes, la cellule supérieure de l'albumen est parfois très riche en protoplasme et peut se diviser pour donner du côté de la chalaze un élément présentant à l'origine un caractère haustorial (fig. 15 et 16) qu'il perd à des stades un peu âgés.

Plus tard, le volume du sac embryonnaire augmente grâce à la multiplication et à l'étirement des cellules de l'assise épithéliale qui jouent peut-être, à cette époque, un rôle dans la digestion des cellules tégumentaires voisines (fig. 17). Aussi, l'albumen peut-il limiter assez longtemps son extension à la zone circonscrite par ses cellules épithéliales.

Lorsqu'il brise les limites de cet épithélium, l'albumen, dont le développement se poursuit surtout en hauteur, rencontre sur son trajet un tissu abondant qui s'est développé aux dépens du tégument un peu au-dessus de la chalaze, tissu comparable à celui que P. Crété (22) a décrit chez les Labiées sous le nom de « lobe tégumentaire ». il paraît probable que les substances de réserve du lobe sont digérées par l'albumen ; que le véritable tissu de réserve chez les *Erigeron* s'édifie à partir du tégument ; que l'albumen, enfin, sert seulement d'intermédiaire entre le tissu dont il assure la digestion et l'embryon qui, dès le début de la différenciation cotylédonaire, le digère à son tour (fig. 18). Encore identifiable dans les graines mûres, il n'est représenté, à ce moment, sauf toutefois au niveau de la radicule, que par quelques assises entourant l'embryon adulte (fig. 19).

Développement de l'embryon : Ce développement suit les lois caractérisant l'archétype du *Senecio vulgaris*, déjà exposées dans les Généralités.

Comme le montrent les figures 1 à 12, chez l'*Erigeron canadensis*, comme dans l'archétype, l'œuf se cloisonne transversalement en deux cellules superposées : une cellule apicale *ca* et une cellule basale *cb* (fig. 1). Les deux cellules se partagent, la première par une paroi verticale, la deuxième par une paroi transversale : ainsi se trouve réalisée une tétrade en T (fig. 2 et 3), comportant un étage supérieur à deux éléments homodynames juxtaposés, et un étage inférieur à deux éléments superposés. La suite des segmentations montre que la cellule apicale produit les cotylédons et le point végétatif de la tige ; la cellule basale donne naissance à la partie hypocotylée, aux initiales du cylindre central, aux initiales de l'écorce au sommet radiculaire, à l'assise calyptrogène et au suspenseur.

A partir de la cellule apicale, il se forme les quadrants séparés

par des cloisons verticales méridiennes (fig. 4 et 5). Les quadrants se subdivisent en huit cellules à l'aide de cloisons obliques anticlines, réunissant le milieu de la membrane périphérique à la paroi qui sépare l'étage *q* des éléments issus de la cellule basale, au voisinage de l'axe (fig. 6 et 7).

On désignera sous le nom de cellules α , celles qui sont situées près de l'axe et qui dans les coupes se montrent quadrilatères, sous le nom de cellules β , celles qui en sont le plus éloignées et qui ont une section triangulaire. Dans les cellules α , des cloisons péricleines séparent d'emblée le dermatogène (fig. 8 et 9) ; puis, de nouvelles parois également péricleines, font apparaître sous cette assise externe deux couches de cellules (fig. 11). Par la suite, il se forme des parois radiales (fig. 12). Les éléments les plus voisins de l'axe donnent naissance au point végétatif de la tige. Ceux qui en sont le

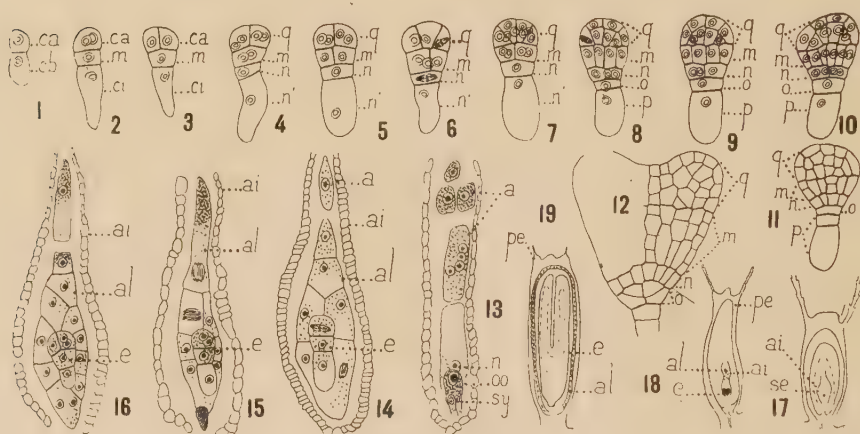


FIG. 1 à 19. — *Erigeron canadensis* L. Développement de l'albumen et de l'embryon. G. : 313 pour 1 à 12 ; 283 pour 13 à 16 ; 18 pour 17 à 19.

plus éloignés pourront contribuer à l'édification de l'épiderme et du méristème cortical interne des cotylédons. Dans les cellules β , la première cloison est verticale, anticline. Elle sépare deux éléments juxtaposés, où des cloisons péricleines font apparaître, extérieurement, le dermatogène, et intérieurement, par des cloisons tangentielles (fig. 11), les premiers éléments du méristème vasculaire et du méristème cortical externe des cotylédons. Les protubérances de ces derniers apparaissent précocement, comme le montre l'étude de l'embryon figuré en 12.

La cellule basale *c b* donne naissance aux étages *m* et *c i* séparés par une cloison horizontale (fig. 2). L'élément *c i*, à la suite de deux divisions successives, engendre les étages *n*, *o* et *p*.

Aux dépens de la cellule-fille *m* de la cellule basale, se forme l'hypocotyle. Les quatre éléments qui le constituent dans la figure 7, se segmentent tangentiellement à deux reprises successives et séparent d'emblée le dermatogène, puis le périblème et le plérome (fig. 8 à 12). Les deux éléments qui représentent l'étage *n*, dans la figure 8, se séparent par deux cloisons méridiennes en quatre cellules circumaxiales. Celles-ci se divisent encore verticalement pour donner naissance, à l'intérieur, aux initiales de l'écorce (fig. 11 et 12). La cellule unique de l'étage *o* (fig. 11), se différencie en quatre cellules circumaxiales d'où dérive la portion moyenne de la coiffe. La cellule *p*, par divisions transversales, donne naissance à un suspenseur finalement composé d'un nombre variable d'articles, n'offrant pas de différenciation spéciale.

Nous disposons de peu de données sur la formation de l'albumen chez les autres genres de la tribu. Leur embryogenèse nous est par contre bien connue par l'étude détaillée que E. Carano (11) a faite, à ce point de vue, du *Bellis perennis*.

D'après E. Carano, l'albumen est cellulaire chez le *Solidago canadensis* (1921) et chez le *Bellis perennis* (1915). K.V.O. Dahlgren (24) prétend, mais sans en apporter la preuve formelle, que l'albumen de l'*Aster capensis* est cellulaire. Son hypothèse est, comme il le reconnaît lui-même, en contradiction avec les descriptions que W. Hofmeister (50) a consacrées, en 1858, aux albumens de ce genre et d'après lesquelles, il se formerait initialement des noyaux libres. L'albumen du *Conyza ambigua* est cellulaire d'après E. Carano. Chez le *Solidago serotina*, étudié également par E. Carano (14) la première division nucléaire de l'albumen est suivie de la formation d'une paroi transversale. Comme le démontre la figure 47, donnée par l'auteur, il semble que les cinèses soient plus fréquentes, au début, chez les descendants de la cellule micropylaire que dans les éléments issus de la cellule chalazienne. C'est également à Carano (11), que nous devons l'observation d'un albumen cellulaire *ab initio* chez le *Bellis perennis* : les deux premières cellules sont séparées par une paroi verticale, phénomène assez rare chez les Composées.

Il apparaît donc que l'albumen est cellulaire chez les Astérées en général, et que la première cloison peut être, selon les genres, transversale ou longitudinale.

Nous avons rapporté plus haut comment se développe l'embryon chez l'*Erigeron canadensis* L. Le sporophyte du *Bellis perennis* étudié par Carano (11) s'édifie selon des lois identiques. Comme chez les *Erigeron*, les protubérances cotylédonaire sont déjà bien marquées lorsque l'hypocotyle comprend seulement deux à

trois assises de cellules, mais les portions moyennes de la coiffe ne se constituent pas directement à partir de la cellule *o*. Celle-ci, se divise d'abord en deux éléments superposés. C'est l'élément supérieur qui, en se cloisonnant verticalement, donne naissance à un groupe de cellules qui s'accroissent et s'insèrent dans la cavité formée par les éléments provenant de l'étage *n* ; elles se divisent horizontalement en deux éléments externes qui forment la première série de cellules de la coiffe et en deux éléments internes qui continuent le dermatogène à sa partie inférieure et donnent naissance à la portion médiane de l'assise calyptrogène. Le suspenseur, qui tire son origine de la cellule *p*, est filamenteux et comporte environ cinq cellules assez volumineuses, surtout dans sa région médiane.

L'embryon des *Erigeron* se distingue ainsi de celui du *Bellis perennis*, par la destinée de sa cellule *o*, qui se divise longitudinalement et non transversalement pour donner naissance directement à la portion moyenne de la coiffe. En effet, l'étage qui lui correspond dans la figure 11, comprend deux cellules déjà et, de son côté, la cellule *p* a donné deux éléments superposés. Chez les *Bellis*, au même stade, les cellules *o* et *p* se sont cloisonnées l'une et l'autre transversalement.

*
* *
*

TRIBU DES INULÉES

Quelques données existent sur le mode de développement de l'albumen chez les *Antennaria* et les *Gnaphalium*.

C'est à Juel (60 et 61) que nous sommes redevables de nos connaissances sur les *Antennaria*. Chez l'*A. dioica*, il est probable que l'albumen est cellulaire ; chez l'*A. alpina*, il se formerait, comme chez les *Eupatorium*, décrits par Holmgren (52 et 53), quelques noyaux libres avant que l'albumen devienne cellulaire.

Chez le *Gnaphalium uliginosum* et le *Gnaphalium silvaticum*, J. Schiller (100) décrit la formation d'un albumen nucléaire. C'est au contraire un albumen cellulaire, que K.V.O. Dahlgren (24) signale chez le *G. undulatum*, et la cloison qui se différencie après la première division du noyau de l'albumen, au lieu d'être horizontale, comme c'est le cas à peu près général chez les Composées, est orientée verticalement.

*
* *
*

TRIBU DES HELIANTHÉES

MADIA SATIVA Molina

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire est étiré et renferme, au moment de la fécondation, un noyau secondaire et des antipodes plurinucléées, mais on ne trouve plus trace de synergides (fig. 25). Il est entouré, sauf à ses deux extrémités, par une assise épithéliale ou tapis, correspondant à l'assise la plus interne du tégument ovulaire.

Il ne nous a pas été donné d'assister à la division du noyau secondaire après la fécondation, mais l'albumen est déjà cellulaire quand il ne comporte encore qu'une dizaine de noyaux ; les cinèses sont plus fréquentes dans l'albumen qui occupe la région micropylaire du sac (fig. 26).

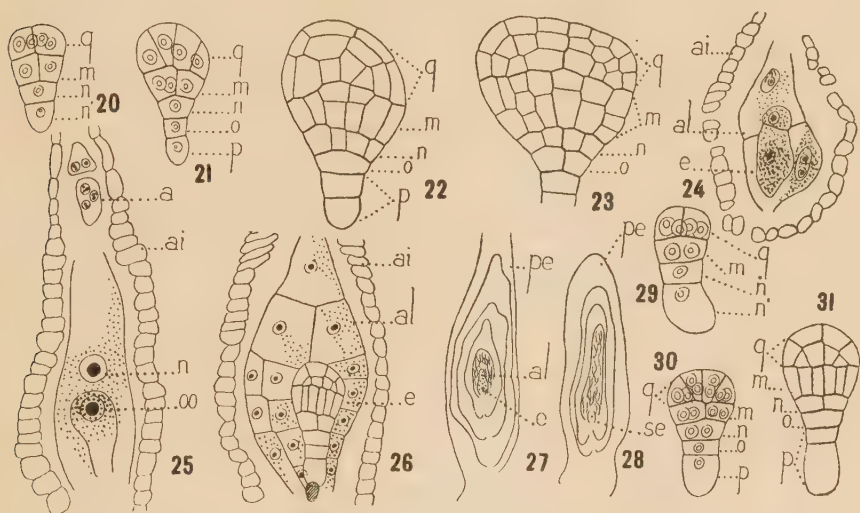


FIG. 20 à 24. — *Anthemis linctoria* L. — FIG. 25 à 31. — *Madia sativa*, Molina. Quelques stades du développement de l'albumen et de l'embryon. G. : 270 ; 180 pour 26 ; 15 pour 27 et 28.

Développement de l'embryon : Nous n'avons pu observer les premières divisions de l'embryon, mais l'on peut admettre, en tenant compte du stade figuré en 29, qu'elles sont conformes au schéma habituel. L'étage *q* proviendrait de la cellule apicale *ca* du proembryon bicellulaire ; il donne naissance à la partie cotylée. les quadrants (fig. 29) se divisant d'abord par des cloisons anticiennes en huit cellules (fig. 30), dans lesquelles se différencie à l'aide de parois périclinales, le dermatogène (fig. 31). Les étages *m*, *n*, *o*

et *p* ont, selon toute vraisemblance, les mêmes destinées que chez les *Erigeron*.

Le développement de l'albumen chez les Hélianthées nous est particulièrement connu par les études de K.V.O. Dahlgren portant sur les genres *Helianthus*, *Dahlia*, *Galinsoga*, *Silphium*, *Xanthium* et *Bidens*. Chez le *Galinsoga parviflora*, Dahlgren (24) décrit un albumen cellulaire et, d'après la figure 31 qui accompagne le texte, la première paroi serait transversale ; le second cloisonnement est longitudinal et intéresserait la cellule isolée vers le micropyle. Mais pour C. J. Harris (45), la première division du noyau d'albumen n'est pas accompagnée chez le *G. ciliata* (Raf). Blak, de la formation d'une paroi, et, dans la même espèce R. A. Popham (90) indique également la présence d'un albumen nucléaire.

Dahlgren (24) suppose que, chez le *Silphium perfoliatum*, l'albumen est cellulaire ; cependant, les premières segmentations font défaut et la conclusion de l'auteur se trouve en contradiction avec les données de W. D. Merrell (71) sur le *S. integrifolium* et de W.J.G. Land (63) sur le *S. laciniatum* ; pour ces deux espèces, les figures qui correspondent à l'albumen représentent des noyaux en voie de division et que ne sépare aucune paroi.

Les remarques que nous venons de faire au sujet des *Silphium* peuvent être étendues aux *Xanthium*. K.V.O. Dahlgren (24), s'adressant aux *X. spinosum*, a rencontré un albumen cellulaire à des stades précoces, mais les plus jeunes stades lui font défaut, ce qui rend douteuse toute conclusion préjugant de l'état initial de l'albumen. Par contre, il conclut à l'état cellulaire *ab initio* de l'albumen du *Bidens bipartitus*, bien que la figure qu'il donne pour cette espèce corresponde à un albumen pouvant comporter une dizaine d'éléments. Les données de K.V.O. Dahlgren (25) sur l'*Helianthus annuus* concordent avec celles de W. Hofmeister (50) : les cloisons se différencient quand l'albumen est déjà représenté par un tissu nucléaire important, et elles se localisent d'abord autour de l'embryon. C'est seulement par la suite que le sac embryonnaire tout entier, est occupé par un tissu cellulaire. Cependant, E. Carano (15) considère comme cellulaire l'albumen des *Helianthus*. B. Palm (82) et K.V.O. Dahlgren (26) sont d'accord en ce qui concerne les *Dahlia*. Chez le *D. coronata*, comme chez le *D. Merckii*, l'albumen forme d'abord un symplaste, puis, rapidement, le cloisonnement cellulaire intervient. Plus récemment H.R. Bhargava (4) signale la présence d'un albumen cellulaire chez l'*Eclipta erecta* L. La division du noyau initial d'albumen précède la bipartition de l'oospore ; elle s'accompagne de la différenciation d'une paroi transversale. L'albumen est cellulaire également chez les *Lagascea* (29) et les *Blainvillea* (29).

En résumé, des albumens du type nucléaire et du type cellulaire coexistent dans la tribu des Hélianthées. Les premiers sont

présents chez l'*Helianthus* selon toute probabilité, et chez les *Dahlia* ; les seconds se rencontrent assurément chez les *Galinsoga ciliata*, *parviflora*, les *Bidens*, les *Eclipta*, et vraisemblablement les *Silphium*, les *Xanthium*, les *Lagascea* et les *Blainvillea*. Il nous est impossible de nous prononcer sur la nature de l'albumen chez le *Madia sativa* que nous venons d'étudier.

En ce qui concerne l'embryon, c'est de Carano que nous tenons jusqu'ici les seuls renseignements précis. Ayant étudié minutieusement l'embryogenèse de l'*Helianthus annuus*, il arrivait aux conclusions suivantes : le sporophyte obéit aux mêmes lois que les embryons des *Bellis* et des *Calendula*. Cependant chez les *Helianthus*, les trois étages *m*, *n* et *o*, sont fournis directement et successivement par la cellule basale. La cellule située en *p*, séparant à sa partie supérieure une « cellule méristématique » qui se comporte comme un méristème intercalaire à activité bilatérale, contribue à la formation de la majeure partie du suspenseur. On sait que, chez les *Bellis*, la cellule *o* fonctionnerait elle-même en tant que cellule méristématique, détachant vers le haut l'initiale de l'assise calyptrogène et vers le bas quelques éléments du suspenseur et, que chez les *Calendula*, seul l'étage *m* provient directement de la cellule basale ; la cellule *n* se comporte comme une cellule méristématique détachant d'abord la cellule-mère des initiales de l'écorce au sommet radicaire, puis la cellule-mère de l'assise calyptrogène. D.A. Johansen (57) croit, par ailleurs, pouvoir rapporter au type du *Senecio vulgaris*, d'après les descriptions et les dessins de divers botanistes, les embryons des *Silphium integrifolium* (72), *trifoliatum* et *terebenthinaceum* (63), des *Parthenium* (62), du *Galinsoga ciliata* (90).

L'embryon du *Madia sativa* que nous venons d'examiner appartient également au type du *Senecio*.

*
* * *

TRIBU DES HÉLÉNIÉES

Nos connaissances sur la tribu des Héléniées se limitent à l'étude du *Tagetes signatus*, entreprise par Dahlgren (24) en 1920. L'albumen est cellulaire et la première cloison pourrait être disposée longitudinalement.

Le proembryon comprendrait à un moment trois cellules superposées.

*
* * *

TRIBU DES ANTHÉMIDÉES

ANTHEMIS TINCTORIA L.

Développement de l'albumen : L'albumen est cellulaire *ab initio*, la première division étant transversale (fig. 24) et contemporaine du premier cloisonnement de l'embryon. Il n'a pas été possible de connaître la structure exacte du sac embryonnaire adulte, mais, au moment de nos observations, ni les antipodes, ni les synergides n'ont pu être identifiées. Le comportement de cette espèce diffère ainsi de celui de l'*A. alpina* L. où les antipodes persistent, d'après A. Chiarugi (19), longtemps après la fécondation.

Développement de l'embryon : La figure 20 correspond à l'embryon à huit cellules disposées en quatre étages. Par analogie avec le mode de développement de l'embryon chez les autres Composées, nous avons cru pouvoir adopter, pour les différents étages, la nomenclature habituellement employée. Il est vraisemblable, en effet, que les proembryons à deux, quatre et huit cellules sont identiques à ceux du *Senecio*. L'étage *q* quadricellulaire, donne naissance à la partie cotylée, tandis que les étages *m*, *n*, *o* et *p* sont respectivement à l'origine de l'axe hypocotylé, des initiales de l'écorce, des initiales de la coiffe et du suspenseur (fig. 21 à 23).

D'après l'embryon figuré en 23, le dermatogène ne serait pas isolé dès le premier cloisonnement longitudinal des cellules.

MATRICARIA DISCOIDEA DC.

Développement de l'albumen : L'albumen est cellulaire et les cloisonnements s'effectuent selon le mode habituel. Cette constatation est évidemment inattendue puisque dans un genre très voisin, l'albumen du *Chrysanthemum indicum* se développe selon le type nucléaire.

Développement de l'embryon : Les embryons à huit ou à seize cellules (fig. 43 et 44) répondent au type du *Senecio*. La suite du développement prouve que, pareillement à ce qui se passe chez le *Chrysanthemum indicum* L., les initiales de la région moyenne de la coiffe proviennent des éléments isolés, vers le haut, par le cloisonnement transversal des cellules groupées au niveau de l'étage *o*. Les embryons jeunes, chez le *M. discoidea*, sont moins volumineux que chez le *C. indicum* et l'étage *m* se divise beaucoup plus rapidement (fig. 45 et 46) que dans la Camomille allemande (fig. 38 et 42).

CHRYSANTHEMUM INDICUM L.

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire est renflé dans la région qui comprend l'oosphère, le noyau secondaire et les

deux synergides. Les antipodes sont au nombre de deux à trois (fig. 47) ; elles possèdent toujours plusieurs noyaux, deux à huit selon les cas. Quand elles sont situées vers l'intérieur du sac embryonnaire (fig. 48), elles sont identifiables à des stades assez avancés de la maturation ovulaire comme le montre la figure 49.

Les synergides situées de part et d'autre de l'oospore, près du micropyle, disparaissent immédiatement après la fécondation.

L'assise interne du tégument, limitant le sac embryonnaire (fig. 47), est d'abord formée de cellules particulièrement volumineuses à proximité du micropyle. Leur multiplication, puis leur étirement, permettent à l'albumen d'atteindre dans leurs limites, un volume important, et, elles restent encore identifiables à des stades assez avancés de la séminogénèse.

Les divisions du noyau primaire de l'albumen ne sont pas initialement accompagnées de la formation de cloisons. Il se forme

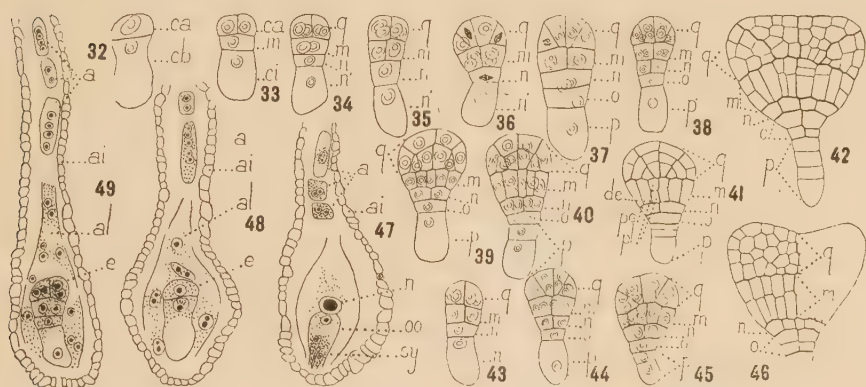


FIG. 32 à 42 et FIG. 47 à 49. — *Chrysanthemum indicum* L. — FIG. 43 à 46. — *Matricaria discoidea* DC. Principaux stades du développement de l'albumen et de l'embryon. G. : 270.

un syncytium qui atteint déjà un degré important de développement alors que l'embryon est octocellulaire (fig. 49). Contrairement à ce qui est de règle chez les albumens nucléaires qui ont été observés jusqu'ici chez d'autres Composées, les noyaux sont uniformément répartis dans le protoplasme au lieu d'être localisés le long des parois du sac embryonnaire. Les premières cloisons apparaissent brusquement à l'époque des premières divisions qui se font dans les éléments du proembryon octocellulaire (fig. 49).

Développement de l'embryon : La cellule *ca*, obtenue par division transversale de l'oospore (fig. 32), se cloisonne verticale-

ment (fig. 33) en deux éléments homodynames voisins. La segmentation verticale de chacune des cellules-filles donne naissance aux quadrants (fig. 34). Ils se subdivisent à leur tour en huit cellules par des cloisons obliques anticlines (fig. 36) qui réunissent le milieu de la membrane périphérique des quadrants à la paroi qui les sépare de l'étage *m*. Le dermatogène se différencie normalement à partir des éléments α et β comme en témoigne la fig. 39. Sous cette assise externe, périblème et plérome s'identifient à l'aide de cloisons parallèles à celles qui délimitent le dermatogène (fig. 41). Ensuite, il s'effectue un cloisonnement radial de ces différentes assises (fig. 42).

La cellule basale *c b*, provenant du premier cloisonnement de l'oospore, donne naissance à deux éléments superposés *n* et *n'* (fig. 34). La cellule-fille *n'* se divise en deux cellules *o* et *p* (fig. 37).

Les fig. 39 et 40 permettent d'assister au début de la différenciation du périblème et du plérome dans l'étage *m*. C'est ensuite le plérome qui se cloisonne avant le périblème à l'aide de parois transversales (fig. 41).

La cellule *n* se divise d'abord en deux (fig. 39) puis en quatre éléments juxtaposés (fig. 40). La segmentation verticale de ces éléments isole, du côté interne, quatre cellules qui sont les initiales de l'écorce au sommet radiculaire.

Il ne nous a pas été possible de suivre avec précision la marche de la segmentation dans la cellule *o* ; il semble que cette cellule se cloisonne longitudinalement et que des parois horizontales se disposent ultérieurement (fig. 42). L'assise calyptrogène aurait de la sorte une origine plus tardive que chez le *Senecio vulgaris*. Le suspenseur compte rarement plus de cinq cellules (fig. 42). La taille des embryons comportant, un nombre identique de cellules est variable. On rencontre parfois des formes âgées qui sont moins volumineuses que de plus jeunes sporophytes, comme le prouve l'examen des fig. 37 et 41. Le volume de l'embryon peut donc augmenter sans qu'il y ait accroissement du nombre de cellules. Dans ce cas, les noyaux sont de grande taille, riches en chromatine, possèdent des nucléoles volumineux (fig. 35), et leur caryolymphe se colore de façon à peu près aussi intense que le protoplasme environnant.

CHRYSANTHEMUM SEGETUM L.

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire adulte, élargi dans la région micropylaire, se rétrécit progressivement en direction de la chalaze (fig. 50) ; il est entouré par l'assise interne du tégument, qui conserve, au début, les caractères d'un épithélium. L'albumen en s'accroissant provoque l'allongement des cellules de ce tapis, puis leur dissociation (fig. 51). L'embryon, dès qu'apparaissent les protubérances cotylédonaire, digère peu à peu

l'albumen dont l'épaisseur ne comporte jamais, de la sorte, plus de quelques assises de cellules (fig. 52).

Lorsque l'embryon est bien développé, l'albumen se présente sous forme de deux amas qui se situent aux deux pôles du sac embryonnaire (fig. 53). Il ne nous a pas été donné d'assister à ses toutes premières divisions, mais nous sommes à même d'affirmer qu'il se présente déjà à l'état cellulaire à des stades correspondant, pour l'embryon, à la tétrade.

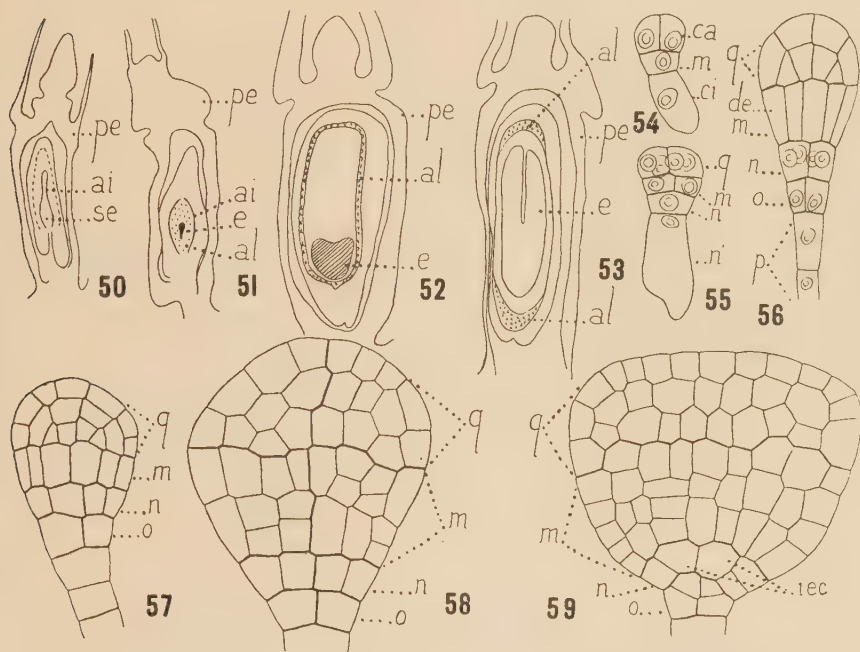


FIG. 50 à 59. — *Chrysanthemum segetum* L. Quelques embryons et coupes d'ovules. G. : 17 pour 50 à 53 : 200 pour les embryons.

Développement de l'embryon : Les éléments de la tétrade proembryonnaire du *Chrysanthemum segetum* L., sont disposés en T, comme chez les autres Composées (fig. 54). Les étages dérivés de la cellule apicale et de la cellule basale du proembryon bicellulaire conservent des potentialités égales de division, au moins jusqu'au stade des quadrants, puisque le sporophyte comporte encore, à cette époque, huit cellules disposées en quatre étages *q*, *m*, *n* et *n'* (fig. 55).

L'étage supérieur q est à l'origine de la partie cotylée. Au niveau de l'étage intermédiaire m , par apparition des cloisons verticales, il se différencie le dermatogène d'abord (fig. 56 à gauche), puis à partir des cellules circumaxiales, le périblème et le plerome (fig. 56 à droite et fig. 57).

L'étage n fournit quatre éléments séparés par des parois disposées en croix (fig. 56). En prenant des parois longitudinales, ces éléments isolent les initiales de l'écorce au sommet radiculaire (fig. 57 et 58).

La cellule n' se subdivise en deux nouveaux éléments superposés o et p .

À partir de la cellule o , se constitue la portion moyenne de la coiffe. Les premières parois obliques sont déjà visibles avant le début de la différenciation cotylédonaire (fig. 59).

La cellule située en p se segmente transversalement et fournit les deux premiers éléments d'un suspenseur qui devient volumineux par la suite (fig. 56).

L'embryogenèse du *Chrysanthemum segetum* est identique dans ses grandes lignes, à celle du *Senecio vulgaris* : elle offre cependant un certain intérêt en raison des particularités suivantes : la cellule o se cloisonne verticalement de façon très précoce ; à un moment, les segmentations cessent brusquement au niveau de l'étage q , dont les éléments augmentent sensiblement de volume, tandis que les cellules se multiplient activement au niveau de l'étage m (fig. 57 et 58). Il en résulte que, au niveau de l'étage q , les cellules subissent une déformation, qui interdit toute identification des limites occupées respectivement par les éléments issus des cellules z et β , qui s'étaient différenciées nettement à partir des quadrants.

CHRYSANTHEMUM PINNATIFIDUM L.

Développement de l'albumen : L'albumen est déjà cellulaire quand il comporte seulement une douzaine de noyaux (fig. 60). Comme les cloisons sont encore disposées de façon régulière, il est très vraisemblable que la formation d'une paroi a accompagné chacune des mitoses qui ont présidé à l'édification du tissu nourricier.

Développement de l'embryon : Il nous a été donné d'observer seulement deux stades de l'embryogenèse du *Chrysanthemum pinnatifidum*. L'un correspond à la formation des quadrants et au proembryon octocellulaire (fig. 61) ; l'autre permet d'identifier les étages fondamentaux à partir desquels prendront naissance la partie cotylée, l'hypocotyle, les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et l'assise calyptrigène. L'identification, en 62, des cellules inférieures à l'étage n est cependant purement hypothétique ; il est possible que la cellule o , contribue à former un ou plusieurs élé

ments du suspenseur avant de donner naissance aux initiales de la région moyenne de la coiffe (fig. 62).

TANACETUM VULGARE L.

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire adulte est enveloppé par une assise épithéliale dont les cellules se font remarquer par l'inégalité de leur dimension. Dans la région chalazienne, elles sont souvent trois fois plus volumineuses que les éléments qui se localisent dans la région du micropyle. Le développement de l'albumen appartient au type cellulaire : le premier cloisonnement est transversal (fig. 75).

Développement de l'embryon : Le développement de l'embryon s'effectue selon un processus extrêmement régulier. A partir du



FIG. 60 à 62. — *Chrysanthemum pinnatifidum* L. Deux stades du développement de l'embryon. — FIG. 63 à 68 et 75. — *Tanacetum vulgare* L. — FIG. 69 à 74. — *Dimorphotheca pluvialis* Moench. Principaux stades du développement de l'embryon et de l'albumen. G. : 240 ; 100 pour 69.

proembryon bicellulaire, en voie de division pour fournir la tétrade régulière en T (fig. 63), il est possible de suivre la formation de l'embryon à huit cellules, disposées en quatre étages. L'étage supérieur étant occupé par les quadrants (fig. 64 et 65). L'embryon à seize cellules (fig. 66) est normalement constitué ; il comporte huit éléments issus de la bipartition des quadrants, un étage *m* quadri cellulaire, un étage *q* bicellulaire, des étages *o* et *p* unicellulaires. A cette époque, le proembryon augmente de volume sans se diviser (fig. 67), puis, des segmentations, en tous points comparables à celles qui président au développement du *Senecio vulgaris*.

se produisent dans les différents étages, aboutissant à la formation des régions fondamentales de la plante (fig. 68). Seules les limites que nous avons imposées à *o* peuvent être critiquées. Rien ne prouve en effet, que la cellule-fille supérieure de *n'* ne s'est pas divisée transversalement d'abord, avant de s'identifier par une cloison verticale comme la cellule-mère de l'assise calyptrogène.

Chez le *Colula turbinata*, Dahlgren (25) signale la présence d'un albumen cellulaire *ab initio*. C'est la seule donnée existant à notre connaissance sur l'albumen des Anthémidées, bien que de nombreux botanistes aient entrepris l'étude du gamétophyte de cette tribu. C'est pourquoi nous avons attaché un vif intérêt à suivre la séminogénèse des *Chrysanthemum* et du *Matricaria discoidea* DC. Nous avons démontré à cette occasion que, dans deux genres voisins, l'albumen pouvait être cellulaire (*M. discoidea*) ou nucléaire (*C. indicum*) différence qui n'avait été que rarement constatée, jusqu'ici, entre espèces voisines au point d'être rangées souvent dans un même genre : *Matricaria*.

L'embryon des *Chrysanthemum* et des *Matricaria* se rattache très exactement au mégarchétype du *Senecio vulgaris*.

*
.

TRIBU DES SÉNECIONÉES

TUSSILAGO FARFARA L.

Sac embryonnaire : Le sac embryonnaire du *Tussilago Farfara* est le plus volumineux que nous ayons rencontré dans les Composées. Vers l'époque de la fécondation, il comprend une oosphère de forte taille et de forme irrégulière, un noyau secondaire également très gros et deux petites synergides (fig. 77). Dans la région chalazienne, il existe de nombreuses antipodes uni ou multinucléées qui persistent beaucoup plus longtemps que chez les autres Composées en général. Quatre d'entre elles sont encore identifiables à une époque qui correspond, chez l'embryon, au stade des octants (fig. 85).

Développement de l'albumen : Lors de la première division de l'albumen, il se constitue une cellule chalazienne et une cellule micropylaire superposées (fig. 78) qui se cloisonnent ensuite verticalement. La cellule micropylaire peut se diviser tout d'abord (fig. 78) mais, en 79, c'est la cellule chalazienne qui a subi la première bipartition, et, dans l'élément sous-jacent, le noyau est seulement à l'état de cinèse. A la suite de nouvelles segmentations, l'albumen est formé de deux tétrades superposées comme en témoigne la figure 80 où nous avons représenté seulement trois des quatre noyaux présents au niveau de chaque étage. La formation du tissu nour-

ricier s'effectue ensuite assez régulièrement, sans qu'il soit possible de noter initialement une accélération particulière des segmentations dans l'une ou l'autre de ces régions. Le tapis suit pendant un certain temps l'accroissement de l'albumen, grâce à l'étirement considérable que subissent ses cellules (fig. 85). Dès le début, les divisions nucléaires s'effectuent bien plus activement au niveau de l'albumen que dans le sporophyte. Le proembryon compte deux cellules quand le tissu nourricier est tricellulaire (fig. 78) et quatre éléments quand l'albumen est octocellulaire (fig. 80).

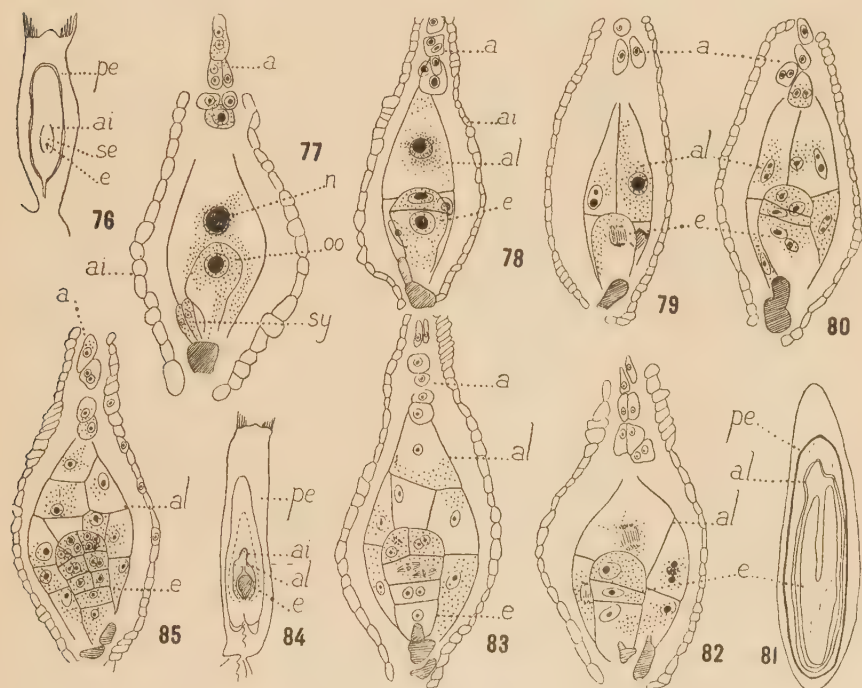


FIG. 76 à 85. — *Tussilago Farfara* α . Développement de l'albumen. G. : 250 ; 15 pour 76, 81 et 84.

Développement de l'embryon : Le proembryon à deux cellules (fig. 86) donne naissance à la tétrade en T régulière (fig. 88) puis aux formes octo (fig. 89) et hexadécacellulaire (fig. 90).

La suite des divisions s'effectue de façon assez irrégulière, et il est difficile, le plus souvent, de délimiter avec précision les parties tirant origine des éléments α et β de l'étage q (fig. 94 et suivantes).

Si les segmentations au niveau des étages *m* et *n* s'effectuent assez régulièrement, il n'en est pas de même au niveau de l'étage *o*. Ce dernier, après avoir subi des cloisonnements verticaux qui le rendent tétracellulaire fig. 92 et 93, se subdivise en deux tétrades superposées par apparition de parois horizontales fig. 94 : puis il s'accroît démesurément par rapport au reste du sporophyte. C'est le cas pour l'embryon figuré en 95 où l'un des éléments de la tétrade inférieure, issue de *o*, se divise, à gauche, par une paroi horizontale, tandis que, du même côté, l'un des éléments de la tétrade supérieure prend une paroi verticale. Des segmentations abondantes continuent de se produire au niveau des différents éléments

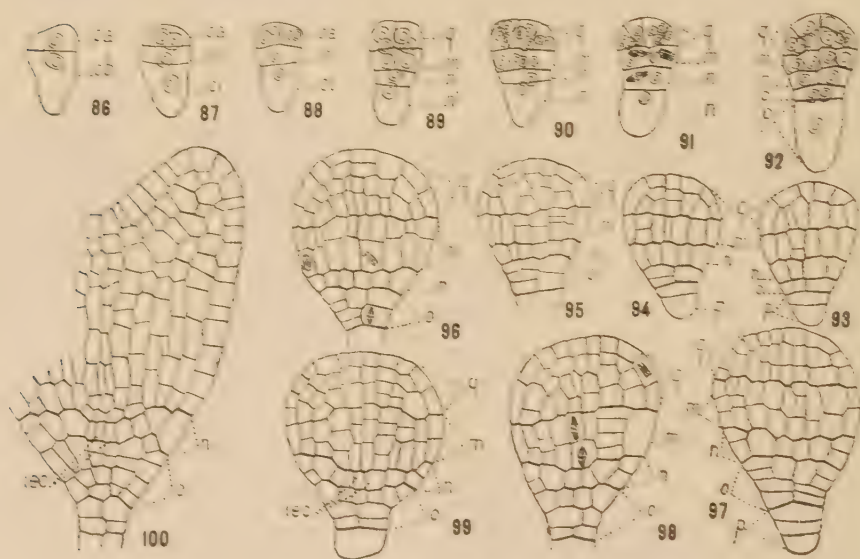


FIG. 86 à 100. — *Tussilago Farfara* L. Développement de l'embryon. G. : 225.

issus de *o*, comme il ressort de l'examen des fig. 96 à 99. Il est évident que l'étage *o* donne naissance, non seulement à la partie centrale, mais également aux portions latérales de la coiffe.

Le suspenseur qui tire son origine de la cellule *p*, sœur de la cellule *o*, est remarquable par le faible développement qu'il acquiert. Il ne comprend encore que trois cellules en 97, alors que chez les Composées, tous les embryons de cet âge possèdent généralement un suspenseur à quatre ou cinq cellules. Il serait môme

me encore unicellulaire en 99 et ce n'est que tardivement qu'il atteint un nombre d'articles un peu important.

Chez les *Sénécionées*, Dahlgren (24) a décrit des albumens cellulaires aussi bien à propos des *Tussilago* que des *Senecio*.

C'est en s'adressant au *Senecio vulgaris* que R. Souèges (110 et 111) a établi les lois du développement de l'embryon chez les Composées.

TRIBU DES CALENDULÉES

DIMORPHOTHECA PLUVIALIS Moench

Développement de l'albumen : Le sac embryonnaire est particulièrement vaste, il est limité par les cellules de l'assise interne du tégument ovulaire, remarquable ici par les formes variées qu'elles affectent à des niveaux différents. K.V.O. Dahlgren (26), en étudiant la même espèce a signalé la formation de noyaux libres qui se répartissent assez régulièrement sur le pourtour du sac embryonnaire. Nous avons représenté en 69 un albumen encore nucléaire mais précédant de peu l'état cellulaire. Les noyaux ont tendance à cette époque à se grouper autour de l'embryon. C'est au moment du cloisonnement des quadrants dans le proembryon que les cloisons apparaissent, localisées d'abord autour de ce dernier (fig. 70).

Développement de l'embryon : Nous avons figuré un certain nombre de stades du développement du sporophyte qui permettent de conclure que l'embryogenèse du *Dimorphotheca pluvialis* est analogue à celle des autres Composées à de très légères variations près. À partir du proembryon bicellulaire (fig. 71), il se forme un embryon à huit cellules disposées en quatre étages, l'étage supérieur étant composé des quatre cellules quadrants (fig. 72). À la période suivante des divisions (fig. 73), la cellule basale a produit six éléments seulement, les cellules *n* et *n'* petites filles de *c* i, ne s'étant pas encore divisées contrairement à la règle habituelle.

C'est encore à K.V.O. Dahlgren (26) que nous sommes redevables de la majeure partie de nos connaissances sur l'embryologie des Calendulées. Des données existent sur les *Calendula*, les *Dimorphotheca* et les *Tripteris*.

Les espèces du genre *Calendula* sont remarquables par la présence d'un haustorium qui se développe dans la région micropylaire de la graine. Décrite pour la première fois par Tulasne (119) en 1855, cette formation fut identifiée alors comme étant une cellule du suspenseur fortement agrandie. W. Hofmeister (49) et F.H. Billings (10) la considèrent cependant comme une synergide qui se serait développée anormalement. E. Carano écrit également à ce

sujet : « L'une des synergides s'oblitére ; mais l'autre se développe de façon considérable en direction du micropyle, détruisant les cellules adjacentes du tégument, et constitue un haustorium micropylaire ; le noyau et la majeure partie du cytoplasme, lequel est d'ailleurs peu abondant et fortement vacuolisé, se portent à l'une des extrémités, fortement grossie, de la cellule ». En 1920, K.V.O. Dahlgren (24) s'adresse aux espèces suivantes : *C. arvensis*, *C. microcephala*, *C. officinalis* et *C. tripterocarpa*, mais il ne parvient pas à obtenir de renseignements précis sur l'origine de l'haustorium. Il signale, toutefois, que la cellule se différencie par la pauvreté de son protoplasme. En 1924 (26), il adopte les résultats exprimés par E. Carano : « Sans aucun doute, écrit-il, c'est une synergide qui s'est développée de cette façon inhabituelle ». L'albumen des *Calendula* serait nucléaire si l'on en croit W. Hofmeister (49) et F.H. Billings (10), mais d'après les travaux de E. Carano (13) et de K.V.O. Dahlgren (24) sur le *Calendula arvensis*, il n'est pas douteux que, au moins dans cette espèce, une paroi apparaît après chaque division nucléaire. La première cloison est transversale et se produit avant la division du zygote.

Les travaux de Dahlgren (26), et nos études personnelles, mettent en évidence l'existence d'un albumen nucléaire chez le *Dimorphothea pluvialis*.

Enfin, chez le *Tripteris Vaillantii* décrit par Dahlgren (26), il n'est pas sûr que les premiers noyaux formés soient libres, mais il se produit en tout cas rapidement un cloisonnement. D'autre part, la formation de l'albumen prend place seulement autour de l'embryon, laissant subsister dans le sac embryonnaire un vaste espace dépourvu de noyaux et de cytoplasme : nos observations sur d'autres genres appartenant à la famille des Composées, nous inciteraient plutôt à penser que l'albumen du *T. Vaillantii* est primitivement nucléaire.

Sur l'embryon des Calendulées il n'existe, véritablement, que l'étude de E. Carano sur le *Calendula arvensis*. C'est dans cette espèce que le savant italien a signalé la plus grande variation par rapport au type normal. Ce serait la cellule *n* qui, en se divisant transversalement à deux reprises, donnerait les deux étages correspondant aux initiales de l'écorce de la racine et à l'assise calyptrogène. Chez le *Dimorphothea*, il est vraisemblable, au contraire, que la cellule *n* ne fournit que le premier de ces étages et que la portion moyenne de la coiffe s'édifie à partir de la cellule *o*.

TRIBU DES ARCTOTIDÉES

Chez l'*Ursinia anthemoides*, d'après Dahlgren (26), les synergides s'allongent fortement, pénètrent dans le micropyle et exercent une action digestive sur les cellules voisines ; il se produit, comme chez les *Calendula*, un haustorium volumineux à partir de ces synergides. La présence d'une antipode géante est également signalée. L'albumen est nucléaire et le cloisonnement apparaît tout d'abord dans la partie micropylaire du sac embryonnaire, enfermant souvent plusieurs noyaux dans la même cellule.

Chez les *Arctotis calendulacea* et *stæchadifolia*, par contre, les synergides ne donnent pas d'haustorium, les antipodes demeurent insignifiantes et s'oblitérent rapidement. Ayant observé seulement une fois le cloisonnement transversal d'un jeune albumen chez l'*A. stæchadifolia* et seulement des albumens un peu âgés dans la première espèce, Dahlgren indique comme vraisemblable seulement, l'état cellulaire *ab initio* de ce tissu.

*
* *

TRIBU DES CYNARÉES

CENTAUREA JACEA L. et CENTAUREA CYANUS L.

Développement de l'albumen : Dès 1920, Dahlgren (24) avait signalé la présence de noyaux libres dans les albumens jeunes du *Centaurea dealbata* ; en 1924, il confirmait ses premières observations sur cette espèce, et chez le *C. Scabiosa* et le *C. glastifolia*, il indiquait, par la même occasion, la présence d'albumens nucléaires. Nous sommes arrivés aux mêmes conclusions en ce qui concerne les albumens du *C. Jacea* L. et du *C. Cyanus* L. : les parois, initialement très minces, se différencient seulement quand le tissu nucléaire est bien développé, soit à l'époque où le proembryon est parvenu au stade des octants (fig. 102).

Développement de l'embryon : Il ne nous a pas été donné d'assister aux tout premiers stades du développement de l'embryon. Néanmoins, la disposition des cloisons, au stade des quadrants, chez le *C. Jacea* (fig. 101), est assez régulière et procède de proembryons, bi et tétracellulaire conformes au type du *Senecio*. A partir des quadrants, la région cotylée s'édifie selon les règles habituelles et la construction de l'hypocotyle, à partir de l'étage intermédiaire *m*, ne présente pas non plus de particularités. Les destinées de l'étage *n*, sont identiques à celles des autres Composées, mais les éléments, qui le constituent à l'époque où le dermatogène se différencie dans les étages supérieurs (fig. 104), sont remarquables par les dimensions qu'ils atteignent. La disproportion qui existe, de ce fait, entre

les volumes des étages *q* et *m*, d'une part, et de l'étage *n*, d'autre part, disparaît rapidement lors de l'élargissement de l'embryon qui s'accompagne du cloisonnement vertical de l'étage *n* (fig. 104 et 105). L'étage *o* est, de même, initialement formé de cellules volumineuses ; il se subdivise en deux nouvelles assises superposées, par cloisonnement transversal de ses éléments avant de donner naissance à l'assise calyptrogène (fig. 106). Mais c'est le suspenseur qui présente le comportement le plus remarquable : la cellule *p*, qui lui donne naissance, est déjà développée en largeur et en longueur

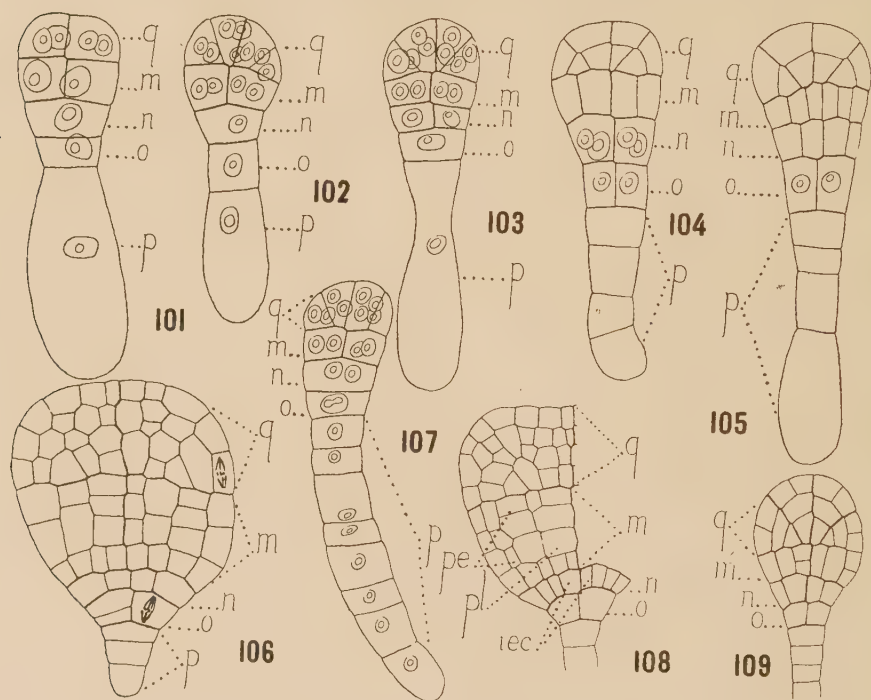


FIG. 101 à 107. — *Centaurea Jacea* L. Développement de l'embryon. — FIG. 108 et 109. — *Centaurea Cyanus* L. Deux stades du développement de l'embryon. G. : 315.

beaucoup plus qu'elle ne l'est chez les autres Composées. Elle donne naissance à des éléments en nombre généralement assez réduit, mais fortement allongés. Une exception est fournie par le proembryon que nous avons figuré en 107 : le suspenseur s'est accru dans ce cas de façon démesurée ; il comprend huit cellules, dont chacune égale en hauteur l'un des étages qui le surmonte. Jamais nous

n'avons rencontré chez les Composées une disproportion aussi marquée entre l'embryon *sensu stricto* et son suspenseur.

Nous avons représenté en 108 et 109, deux stades du développement de l'embryon chez le *Centaurea Cyanus*. Les vitesses de segmentation ne sont pas tout à fait les mêmes que chez le *Centaurea Jacea*, dont l'embryon présente, par ailleurs des dimensions plus considérables que celles du sporophyte chez le *Centaurea Cyanus*.

L'albumen est nucléaire le plus souvent dans la tribu des Cynarées, ainsi qu'il résulte des études de Dahlgren (26) sur le *Silybum marianum*, le *Cirsium arachnoideum*, le *Carduus cernuus*, l'*Arc-tium tomentosum*, et comme le démontrent nos observations sur les *Centaurea*. Seuls, les *Echinops Ritro* et *exaltatum* auraient un albumen cellulaire. Cependant, il s'agit là d'une simple hypothèse de Dahlgren, puisque pour ces deux espèces, les divisions initiales du tissu n'ont pas pu être observées.

Il n'existe pas sur l'embryogenèse des Cynarées d'autres renseignements, à notre connaissance, que ceux que nous venons de donner sur le *Centaurea Jacea* et sur le *Centaurea Cyanus*.

*
* *

TRIBU DES MUTISIÉES

Selon Dahlgren (26), l'albumen du *Mutisia Candolleana* est nucléaire, jusqu'à une époque où, dans l'embryon, se différencie le dermatogène. A ce moment, les cloisons apparaissent entre les noyaux groupés dans la région micropylaire du sac embryonnaire.

Il est impossible de se faire une idée du mode de développement de l'embryon d'après les deux figures données par Dahlgren.

*
* *

LIGULIFLORES

TRIBU DES CICHORIÉES

CICHORIUM INTYBUS L.

Sac embryonnaire : Le sac embryonnaire est entouré par des cellules régulièrement disposées et correspondant à l'assise interne du tégument ovulaire ; l'ensemble de ces cellules correspond à ce que l'on désigne généralement sous le nom de tapis ou d'assise épithéliale. Le gamétophyte adulte renferme une oosphère, un noyau secondaire et deux synergides (fig. 111). L'introduction du tube pollinique dans le sac embryonnaire coïncide à peu près avec la

disparition des synergides (fig. 112), et les effets de la double fécondation sont sensibles surtout au niveau de l'oosphère, dont le noyau augmente considérablement de volume avant de se diviser..

Développement de l'albumen : La première cinèse s'accompagne, dans l'albumen, de la formation d'une paroi transversale qui isole une cellule chalazienne et une cellule micropylaire. Ces éléments se divisent, l'un et l'autre par une paroi verticale. Nous n'avons figuré en 113 qu'un noyau au niveau de l'étage micropylaire, la cloison étant disposée perpendiculairement à celle qui par-

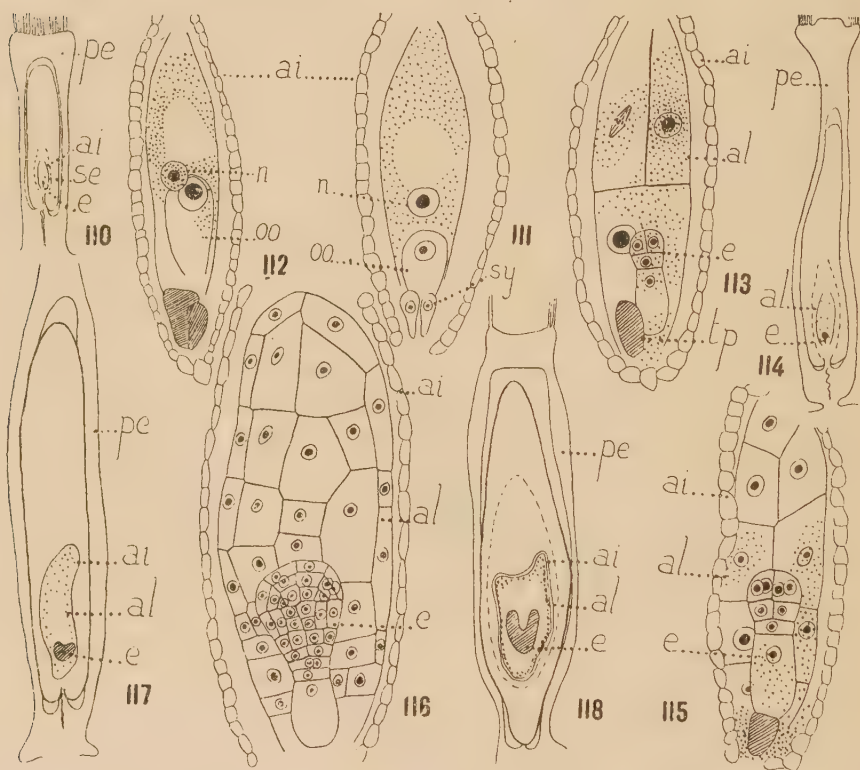


FIG. 110 à 118. — *Cichorium Intybus* L. Développement de l'albumen. G. : 17 pour 110, 114, 117 et 118 ; 315 pour 111 et 112 ; 270 pour 113, 115 et 116.

tage l'étage chalazien. Les cloisonnements s'effectuent tout d'abord avec une vitesse sensiblement égale dans chacun des deux étages (fig. 115), puis les cellules se multiplient plus rapidement autour de l'embryon, tandis qu'elles augmentent surtout de volume dans

la région antipodiale du sac (fig. 116). Finalement, c'est à partir de ces éléments volumineux que l'albumen poursuit surtout son développement. Ce sont eux qui assurent la digestion du tégument qui s'est accru de façon considérable au-dessus du niveau de la chalaze. En même temps, les cellules de l'albumen sont résorbées autour de l'embryon à partir du moment où se différencient les protubérances cotylédonaire

Développement de l'embryon : Le développement de l'embryon est, en tous points, identique à celui que nous décrirons plus loin pour le *Sonchus oleraceus*.

A la deuxième génération, les quatre cellules son disposées de façon à former une tétrade en T régulière (fig. 119 et 120). A la

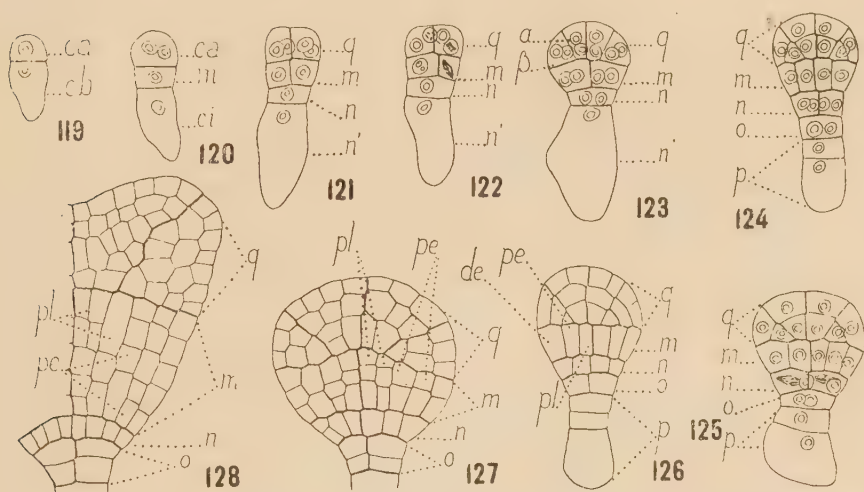


FIG. 119 à 128. — *Cichorium Intybus* L. Développement de l'embryon. G. : 300.

troisième génération, l'embryon est octocellulaire et ses éléments se répartissent en quatre étages *q*, *m*, *n* et *n'* (fig. 121). A la quatrième génération, il se peut que l'étage *n'* présente un retard dans sa segmentation. L'embryon que nous avons figuré en 123 comprend seulement quinze cellules en raison de cette particularité. En tous cas, les destinées des étages *c a* et *c b* sont les mêmes que chez les *Sonchus*. A partir de la cellule apicale, il se forme, par l'intermédiaire des quadrants (fig. 122), huit cellules (fig. 123) qui sont à l'origine de la partie cotylée et du point végétatif de la tige (fig. 127 et 128) ; à partir de la cellule-fille supérieure *m*, de la cellule basale

du proembryon bicellulaire, il s'édifie l'axe hypocotylé et les initiales du cylindre central de la tige

A partir des éléments correspondants à l'étage *n'* prennent naissance les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et, à partir de l'élément *n'*, la portion moyenne de la coiffe et le suspenseur. Il est intéressant de remarquer que, généralement, la cellule *o*, fille supérieure de *n'* subit uniquement des cloisonnements verticaux, avant de donner naissance à l'assise calyptrogène ; chez le *Sonchus oleraceus*, elle fournit d'abord quatre éléments juxtaposés sur un même plan (fig. 125 et 126). Les éléments se divisent tous transversalement de façon à former deux tétrades superposées (fig. 127).

HYPOCHOERIS RADICATA L.

Développement de l'embryon : Au cours de nos recherches, nous n'avons pu observer qu'un unique stade du développement de

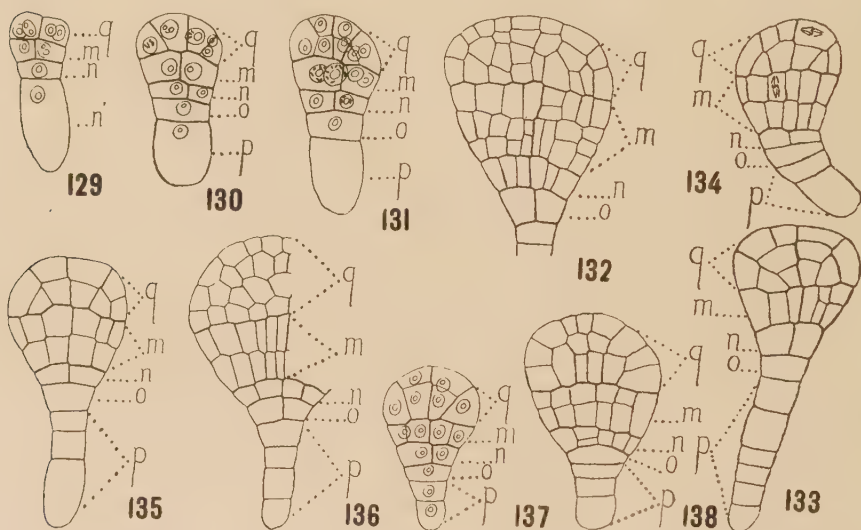


FIG. 129 à 132. — *Picris hieracioides* L. — FIG. 133. — *Hypochaeris radicata* L. — FIG. 134 à 136. — *Lactuca perennis* L. — FIG. 137 et 138. — *Lactuca muralis* Fres. Quelques stades du développement de l'embryon. G. : 290.

l'embryon chez l'*H. radicata* L. (fig. 133). Les différents étages apparaissent très nettement et le suspenseur est remarquable par son développement. Seules les limites de la région que nous assignons à

l'étage α sont discutables. Il est possible qu'elles comprennent également une partie du suspenseur.

PICRIS HIERACIOIDES L.

Développement de l'embryon : En 129, nous avons figuré un embryon au stade des quadrants. Les deux cellules de l'étage q , à l'aide de parois obliques anticlines se divisent et produisent les cellules α et β (fig. 130).

Selon toute vraisemblance, les étages m , n et n' sont issus de la cellule $c b$. La suite des cloisonnements se déroule avec la régularité habituelle rencontrée dans la famille (fig. 130 et 131). En 132, il est possible d'identifier les initiales de l'écorce, le dermatogène, le périlème et le plérome.

PTEROTHECA BIFIDA Fish.

Développement de l'albumen : L'albumen du *Pterotheca bifida* Fish. est nucléaire. Le cloisonnement apparaît tardivement, bien après la différenciation du dermatogène dans la partie cotylée de l'embryon.

Le sac embryonnaire reste longtemps limité par l'assise interne du tégument ovulaire, dont les éléments, non seulement, s'allongent, mais se multiplient. Il est élargi dans la région micropylaire, et de forme tubuleuse dans la région chalazienne. Dans la partie large, il renferme, au moment de la fécondation, une oosphère accompagnée de deux synergides étroites et un noyau secondaire volumineux, situé à proximité immédiate de l'oosphère. Dans la partie tubuleuse, une ou plusieurs antipodes sont présentes au moment de la fécondation (fig. 140). Elles sont encore identifiables quand l'albumen comporte un nombre important de noyaux (fig. 144). Les noyaux libres, qui constituent initialement l'albumen sont remarquables parce qu'ils sont rarement à l'état de repos.

Alors que l'albumen comprend seulement quatre noyaux (fig. 143), l'un d'entre eux se situe dans la partie supérieure du sac et c'est peut-être, à un noyau occupant une position identique, que les deux noyaux, contenus, en 143, dans la partie tubuleuse du sac, doivent leur origine ; ils sont inclus dans un protoplasme abondant, se colorant fortement par l'hématoxyline. Un rôle haustorial leur semble dévolu, de même qu'au noyau particulièrement volumineux qui se trouve situé à l'extrémité chalazienne du sac en 144. Quant aux autres noyaux, ils se répartissent, d'abord uniformément dans le protoplasme, puis s'accumulent particulièrement vers la chalaze et autour de l'embryon peu de temps avant l'apparition des premières parois. Certains d'entre eux, qui se localisent dans la partie amincie du sac, présentent des pseudopodes dirigés vers la chalaze, comme si l'adduction à ce niveau de substances nutritives, exerçait sur eux une attraction particulière. Ain-

si s'expliquerait pourquoi la partie moyenne du sac renferme relativement très peu de noyaux (fig. 144). Lorsque l'albumen est devenu cellulaire, il continue son développement au delà des limites primitives du sac, aux dépens du lobe tégumentaire volumineux qui s'est développé au-dessus du niveau de la chalaze. Il est surtout abondant aux deux extrémités polaires de la cavité entourant l'embryon (fig. 146).



FIG. 139 à 146. — *Pterotheca bifida* Fish. Développement de l'albumen. — FIG. 147 à 150. — *Taraxacum officinale* Wigg. Principaux stades du développement de l'embryon. G. : 260 ; 15 pour 139, 141, 145 et 146 ; 200 pour 144.

Développement de l'embryon : L'oospore donne naissance à deux blastomères (fig. 151), qui se cloisonnent longitudinalement en haut, transversalement en bas (fig. 152), amenant la formation d'une tétrade en T régulière. Les quadrants se différencient au stade suivant (fig. 153), puis le dermatogène. Plus tard (fig. 154), les divisions qui suivent sont très ordonnées : l'apparition du périblème et du plérome (fig. 155 à 158) et les divisions de la partie cotylée sont particulièrement nettes (fig. 159 à 162). On voit se former précocement les protubérances cotylédonaires.

Le développement des éléments issus de *m* est régulier jusqu'à la fig. 159 ; successivement, se différencient les premiers éléments

du dermatogène (fig. 155) du périblème et du plérôme (fig. 156). L'étage *m* s'accroît à un moment de façon brusque par rapport aux autres étages et conserve un volume considérable jusqu'à un stade avancé (fig. 152).

L'étage *n* donne naissance à quatre cellules juxtaposées (fig. 155) qui, se cloisonnant verticalement, isolent quatre éléments périphériques et quatre éléments circumaxiaux. Les éléments périphériques se divisent transversalement assez souvent (fig. 160 et 161), puis longitudinalement (fig. 162) pour assurer l'édification de la partie latérale de la coiffe.

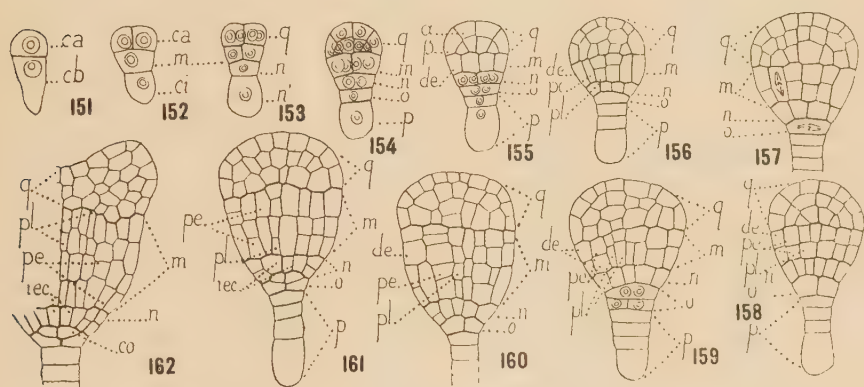


FIG. 151 à 162. — *Pterotheca bifida* Fish. — Développement de l'embryon. G. : 240.

CHONDRILLA JUNCEA L.

Développement de l'albumen : La première division de l'albumen est transversale, ainsi que, déjà, Dahlgren (24) l'avait constaté ; elle isole une cellule chalazienne et une cellule micropylaire qui se segmentent chacune longitudinalement. Les noyaux sont allongés et de grande taille et, comme on le voit en 175, trois d'entre eux renferment deux nucléoles. Alors que l'embryon est encore bicellulaire, l'albumen comprend déjà huit cellules séparées par des parois fines et sinueuses (fig. 176). Plus tard, les cellules se multiplient, principalement au niveau et à la partie inférieure de l'embryon ; les cloisons deviennent rectilignes (fig. 177).

L'albumen du *Chondrilla juncea* L. est remarquable en ce qu'il présente une forme intermédiaire entre l'état nucléaire et l'état cellulaire. Si, dès le début, il se forme une cloison transversale, les noyaux se multiplient plus rapidement, ils sont disposés beaucoup moins régulièrement que dans les albumens cellulaires typiques et

les cloisons n'apparaissent pas aussi distinctement. Le proembryon, d'autre part, se situe à un niveau assez élevé dans le sac embryonnaire ; l'albumen, ainsi, peut se développer également au-dessous du suspenseur, ce que nous n'avons jamais observé dans aucun autre genre de la famille des Composées.

Développement de l'embryon : Dans l'embryon du *Chondrilla Juncea*, les segmentations sont comparables à celles du *Senecio vulgaris* mais elles sont moins régulières que dans le type.

C'est ainsi qu'en 164, la cellule apicale du proembryon bicellulaire s'est divisée et que l'un des noyaux est déjà en voie de cî-nèse, alors que la cellule basale n'a pas encore subi de division. L'équilibre peut être cependant rétabli après cloisonnement des quadrants, l'embryon comprenant, comme d'ordinaire seize cellules disposées en cinq étages.

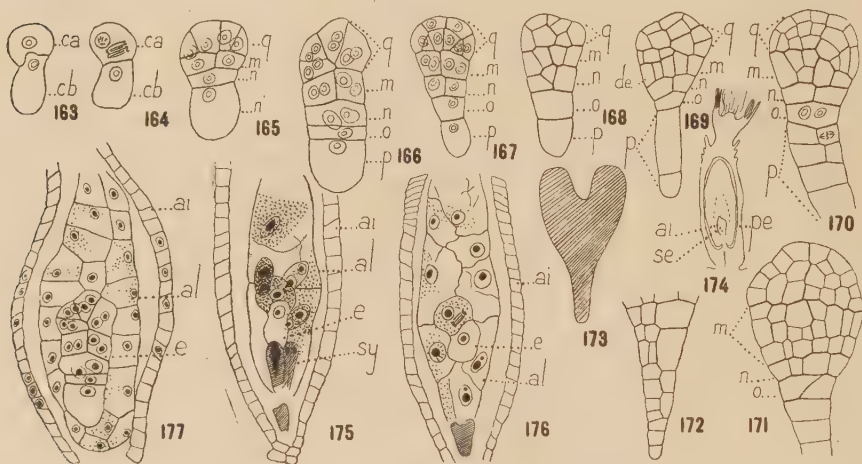


FIG. 163 à 177. — *Chondrilla Juncea* L. Principaux stades du développement de l'albumen et de l'embryon. G. : 210 : 155 pour 175, 176 et 177 : 89 pour 173 : 12 pour 174.

Ce qui frappe encore dans l'étude embryonomique du *Chondrilla juncea*, c'est, d'une part, les dimensions très inégales des embryons au cours des premiers stades du développement, d'autre part, la répartition très irrégulière autour de l'axe des cellules issues des quadrants.

Le sporophyte figuré en 167, où le dermatogène se différencie dans la partie cotylée, est de taille plus faible que le proembryon figuré en 166, où cependant les cellules issues des quadrants n'ont pas encore subi de segmentation ; les mêmes remarques s'imposent

en ce qui concerne les embryons représentés dans les figures 168 et 169.

En outre, les cellules issues des quadrants, réparties irrégulièrement autour de l'axe (fig. 166), se cloisonnent plus rapidement les unes que les autres. Il en résulte que l'étage q est séparé de l'étage m par une ligne non horizontale; comme, aux différents niveaux de l'embryon, les parois sont souvent obliques au lieu d'être verticales, celles qui délimitent l'axe, dessinent une ligne fortement sinueuse (fig. 168 et 170). Ces irrégularités disparaissent bien avant la différenciation cotylédonaire et, dans l'embryon représenté en 171, il est possible de retrouver, au niveau de l'étage q , la disposition plus ou moins régulière des quatre segments α et β ; dans le même embryon, les cellules de l'étage m sont groupées en deux assises superposées, dont les parois verticales ne coïncident pas; c'est que le périlème et le plérome se différencient vraisemblablement à partir des cellules-filles issues du cloisonnement transversal des éléments isolés autour de l'axe de l'embryon, après séparation du dermatogène (fig. 170 à gauche).

Le suspenseur présente toujours des dimensions considérables qui seraient dûes surtout à l'allongement de la cellule-fille supérieure de p (fig. 169). En se divisant, cette cellule fournit de nombreux éléments disposés en file; certains d'entre eux sont susceptibles de se cloisonner verticalement (fig. 170 et 172).

TARAXACUM OFFICINALE Wigg.

Développement de l'albumen : Les observations de S. Schwere (107) en 1896, de S. Murbeck (75) en 1904 et de L. Schkorbatow (101) en 1911, concordent pour rapporter l'albumen du *Taraxacum officinale* au type nucléaire. C'est ce que nous avons constaté, à notre tour, chez le *Taraxacum officinale* Wigg. Cependant, l'albumen à quatre noyaux est cloisonné chez le *Taraxacum arcticum*, d'après K.V.O. Dahlgren, et, les deux premiers noyaux seraient séparés déjà par une paroi chez le *Taraxacum platycarpum*, d'après l'examen d'une figure dessinée en 1913 par J. Osawa (81). En conséquence, il est probable que, dans le même genre, il coexiste deux modes très différents de développement de l'albumen.

Développement de l'embryon : Nous avons dû limiter nos observations sur l'embryon à quelques stades du développement. L'embryon octocellulaire est construit régulièrement. L'étage supérieur q groupe les quadrants et provient, selon toute probabilité, de la cellule apicale du proembryon bicellulaire, dont la cellule basale aurait assuré l'édification des étages m , n et n' (fig. 149). L'embryon à seize cellules, présente des octants disposés régulièrement (fig. 148). En 150, il est possible d'assister au cloisonnement

vertical des quatre éléments qui constituaient l'étage *m* au stade des octants ; ainsi le dermalogène se trouve différencié.

SONCHUS OLERACEUS L.

Développement de l'albumen : Le premier, P. Lavalie (65) a entrepris une étude détaillé de l'albumen des *Sonchus* ; mais bien qu'il ait suivi pas à pas, écrit-il, son développement chez le *Sonchus oleraceus* L., depuis la fécondation jusqu'à la maturité du fruit, il n'a pas mis en évidence de façon rigoureuse l'orientation des premières cloisons. D'autre part, il signale l'existence de formations haustoriales dans la région chalazienne et la disparition précoce du tapis. K.V.O. Dahlgren (24), en s'adressant au *Sonchus*

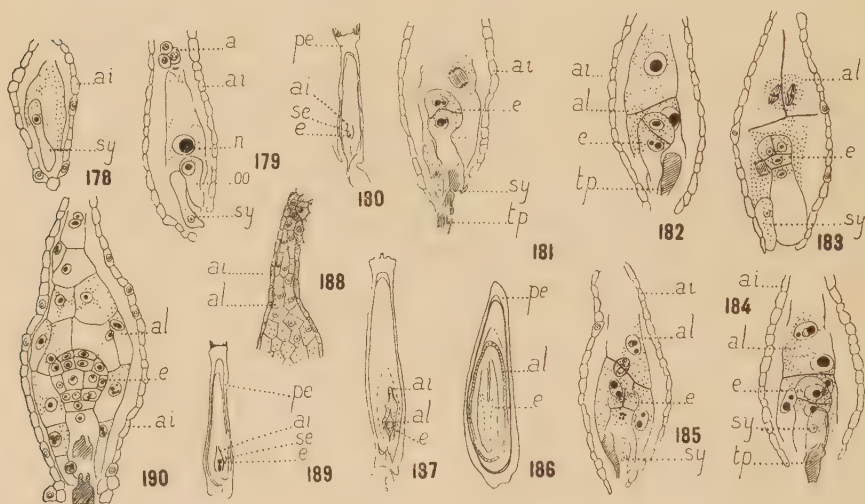


FIG. 178 à 190. — *Sonchus oleraceus* L. Développement de l'albumen. G. : 140 : 10 pour 180, 186, 187 et 189.

oleraceus, au *Sonchus asper*, et surtout au *Sonchus arvensis*, a obtenu des résultats bien différents de ceux de P. Lavalie. Pour lui, « il est presque impossible de mettre en doute l'état cellulaire de l'albumen dès la première division nucléaire, l'embryon, jeune encore, étant seulement entouré d'une couche de cellules ». D'autre part, il conclut à l'absence de formations haustoriales ; P. Lavalie, très probablement, considère comme telles les restes du tapis, qui persisteraient, dit-il, plus longtemps, surtout au niveau de la chalaze, que ne le prétend le botaniste français (fig. 188).

Il nous a paru intéressant de vérifier le bien-fondé des critiques de Dahlgren s'appuyant seulement sur trois figures et se rapportant surtout au *Sonchus arvensis*, qui n'est pas l'espèce étudiée par P. Lavalie. D'autre part, nous avons pu suivre avec une grande netteté les premiers cloisonnements de l'albumen et confirmer ce que le savant suédois considérait seulement comme très probable.

Il n'existe, actuellement aucune donnée précise sur l'embryogénie des *Sonchus*.

Le sac embryonnaire, au moment de la fécondation, comprend une oosphère, deux synergides, dont l'une est représentée en 178, et un noyau secondaire (fig. 179) résultant de la réunion précoce des deux noyaux polaires. Il est entouré, sauf à ses deux extrémités, par une assise épithéliale.

Le premier cloisonnement de l'albumen est transversal, (fig. 181) ; il isole une cellule micropylaire, qui entoure complètement le jeune sporophyte et une cellule chalazienne (fig. 182). Simultanément, les deux étages deviennent bicellulaires par cloisonnement longitudinal des éléments initiaux (fig. 183). Les segmentations ultérieures sont moins régulières et apparaissent de façon plus précoce dans les cellules qui entourent l'embryon (fig. 190). Il nous a été impossible de retrouver les formations haustoriales chalaziennes que P. Lavalie a décrites et nous partageons entièrement l'opinion de K.V.O. Dahlgren. La confusion serait due à la persistance particulièrement prolongée de l'assise épithéliale interne du tégument, dont les éléments fixent les colorants avec beaucoup d'intensité (fig. 187 et 188).

Développement de l'embryon : A partir de la cellule apicale, il se forme d'abord des quadrants, séparés par des cloisons verticales méridiennes (fig. 191 à 195). Les quadrants se subdivisent en huit cellules à l'aide de cloisons obliques anticlines, réunissant le milieu de la membrane périphérique à la paroi qui sépare l'étage α des éléments issus de la cellule basale, au voisinage de l'axe (fig. 178). Dans les cellules α , des cloisons périclines font apparaître d'emblée le dermatogène (fig. 200), puis de nouvelles parois également périclines font apparaître sous cette assise externe, deux couches de cellules. Par la suite, il se forme des parois radiales (fig. 202 à 205). Les éléments les plus voisins de l'axe, donnent naissance au point végétatif de la tige ; ceux qui en sont le plus éloignés peuvent contribuer à l'édification de l'épiderme et du méristème cortical interne des cotylédons (fig. 204 et 205). Dans les cellules β la première cloison est verticale, anticline ; elle sépare deux éléments juxtaposés où des cloisons périclines font apparaître, extérieurement, le dermatogène ; intérieurement, des cloisons tangentielles (fig. 200) font apparaître les premiers éléments du méristème vasculaire et du méristème cortical externe des cotylédons.

La cellule basale *c b* donne naissance aux étages *m* et *c i*, séparés par une cloison horizontale (fig. 193) et, à la suite de deux divisions successives, l'élément *c i* engendre les étages *n*, *o* et *p* (fig. 197 à 199). A partir de la cellule-fille *m* de la cellule basale, il se forme l'hypocotyle constitué par quatre éléments qui, se segmentant tangentiellement à deux reprises successives, donnent naissance au dermatogène, au périblème et au plérome (fig. 199 à 202). Les éléments qui constituent l'étage *n* dans la fig. 198, se séparent, par deux cloisons méridiennes en quatre cellules circumaxiales (fig. 200). Celles-ci se divisent encore verticalement pour donner naissance à l'intérieur, aux initiales de l'écorce (fig. 202 à 205). A partir de la cellule initiale de l'étage *o* (fig. 199), il se différencie deux étages de quatre cellules qui assurent la différenciation des parties moyennes de la coiffe (fig. 201 à 205). L'étage *p* donne naissance,

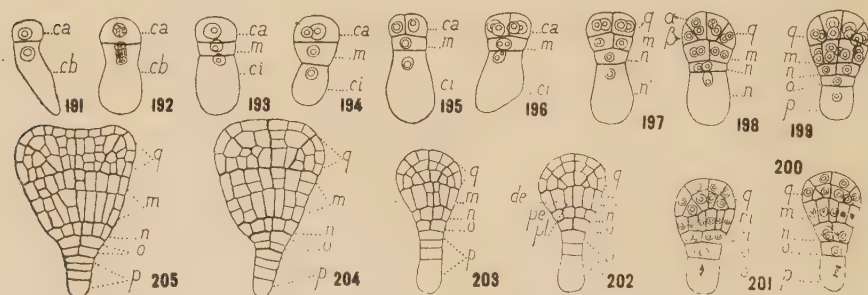


FIG. 191 à 205. — *Sonchus oleaceus* L. Développement de l'embryon. G. : 188.

par divisions transversales, à un suspenseur, dont les éléments sont finalement en nombre variable et n'offrent pas de différenciation spéciale.

Le *Sonchus palustris* L., dont il nous a été donné d'observer également, mais pour quelques stades seulement, l'embryogenèse, obéit selon toute vraisemblance aux lois qui président au développement du sporophyte chez le *Sonchus oleraceus* L.

LACTUCA PERENNIS L.

Développement de l'embryon : Nous n'avons observé que deux stades du développement de l'embryon chez le *Lactuca perennis* L. En 134, l'étage *q* présente un dermatogène bien différencié ; les histogènes se sont différenciés dans l'étage *m* et une cloison verticale segmente *n* en deux cellules. Si l'étage *p* ne s'est divisé qu'une fois, une seconde cloison horizontale apparaît sur la figure 135 où,

par contre, les parties cotylées et hypocotylées de l'embryon sont plutôt moins développées qu'en 134. Les régions fondamentales de l'embryon sont identifiables en 136, et présentent assurément la même origine que chez les autres Composées. Cette hypothèse est d'autant plus probable que H. A. Jones (58 et 59) a décrit un développement absolument conforme à celui du *Senecio vulgaris* pour le *Lactuca sativa*.

LACTUCA VIROSA L.

Le sac embryonnaire adulte du *Lactuca virosa* L., est entouré par un épithélium correspondant à l'assise interne du tégument

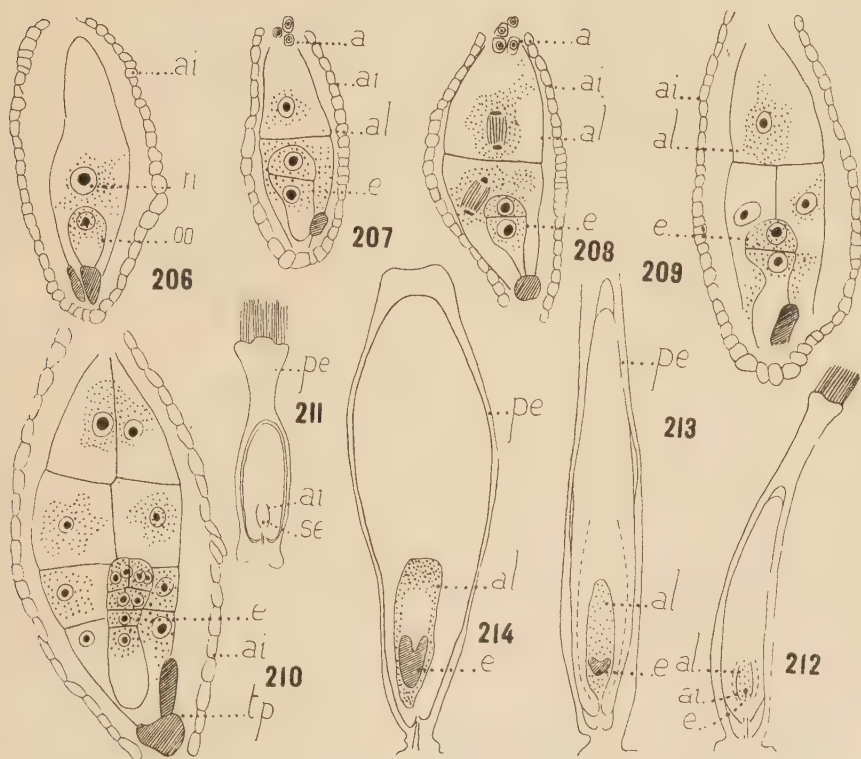


FIG. 206 à 214. — *Lactuca virosa* L. Développement de l'albumen. G. : 313 : 17 pour 211 à 214.

ovulaire. Les synergides ne sont déjà plus identifiables et les noyaux polaires se sont fusionnés pour donner le noyau secondaire (fig.

206). Les antipodes sont parfois encore présentes, lors des toutes premières segmentations de l'albumen (fig. 207 et 208).

Développement de l'albumen : La cinèse du premier noyau de l'albumen est suivie de la différenciation d'une paroi horizontale qui se situe un peu au-dessus du proembryon (fig. 207). La cellule micropylaire subit une division longitudinale (fig. 208 et 209). Il nous est impossible de préciser si la bipartition de la cellule chalazienne s'effectue toujours à l'aide d'une paroi verticale ; la direction du fuseau dans la fig. 208, permet de supposer qu'elle pourrait, au moins dans certains cas, être horizontale. En tout cas, elle est longitudinale dans la cellule figurée en 209 où nous avons représenté seulement l'un des noyaux, la cloison étant perpendiculaire à celle qui partage la cellule micropylaire. En 210, l'albumen se compose de quatre étages de cellules régulièrement réparties, ce qui prouve que, chez la *Lactuca vireuse*, les deux premiers éléments de l'albumen conservent, au moins quelque temps, un pouvoir égal de division. Durant la séminogénèse, l'ovule s'accroît considérablement et surtout au-dessus du niveau de la chalaze où il forme un lobe très développé, précédant de beaucoup l'extension de l'albumen. Il apparaît donc que l'albumen se développe progressivement en digérant ce lobe tégumentaire. De son côté, l'embryon assimile peu à peu les parties de l'albumen qui surmontent ses cotylédons (fig. 212 à 214).

K.V.O. Dahlgren a étudié le développement du tissu nourricier chez le *Lactuca scariola*. Il a indiqué que l'albumen est cellulaire dès la première division, qui se fait à peu près en même temps que la bipartition de l'oosphère. Cependant, il a pu, dans un cas, constater que l'embryon comprend dix cellules, alors qu'aucune segmentation n'était encore intervenue dans l'albumen. Les résultats obtenus par K.V.O. Dahlgren concordent ainsi avec les observations que nous venons de rapporter sur le *Lactuca virosa* ; mais le botaniste suédois s'est attaché surtout à l'étude du *Lactuca muralis* qui, seule est accompagnée de figures illustrant avec précision le mode du développement de l'albumen. La cellule chalazienne et la cellule micropylaire, isolées lors de la première segmentation, se cloisonnent verticalement en règle générale, et c'est la cellule micropylaire qui donnerait initialement naissance à la plus grande partie de l'albumen. La division du noyau initial d'albumen est sensiblement contemporaine de la première bipartition de l'oosphère. Ces différents résultats semblent indiquer que la transformation de l'ovule en graine s'effectue selon un processus bien homogène chez les diverses espèces du genre *Lactuca*.

Développement de l'embryon : Aux dépens de l'embryon bicellulaire (fig. 215), il se constitue la tétrade en T habituelle (fig. 216). L'élément isolé en haut par segmentation de la cellule basale

correspond à l'étage *m*, tandis que l'élément inférieur se segmente en deux cellules superposées *n* et *n'*. Cette dernière, à son tour, se subdivise en deux éléments superposés *o* et *p* (fig. 217 à 219). La suite du développement est en tous points semblable à celle des *Erigeron* et les cloisonnements sont particulièrement nets.

L'étage *q* se développe d'une façon appréciable, comparative-ment au volume total atteint par l'embryon. (fig. 227) ; il donne naissance à la partie cotylée et au point végétatif de la tige, selon le processus habituel. Les étages *m* et *n* subissent des divi-

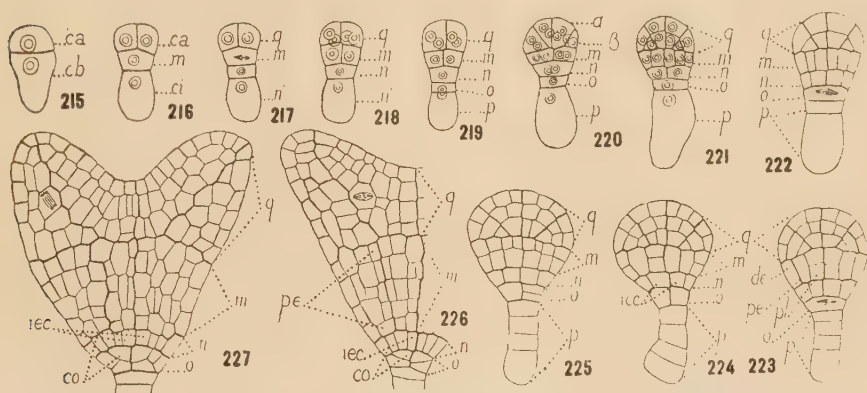


FIG. 215 à 227. — *Lactuca virosa* L. Développement de l'embryon. G. : 250.

sions régulières qui amènent la constitution de l'axe hypocotylé, d'une part, et des initiales de l'écorce d'autre part. L'étage *n* est à l'origine de la région moyenne de la coiffe, mais contribue également à en édifier les parties latérales, par ses cellules externes qui présentent la particularité, par rapport à de nombreux autres genres, de ne pas se cloisonner transversalement avant de prendre des parois verticales (fig. 226).

L'étage *o* se segmente à des stades variables, soit dès la formation du dermatogène, soit à l'apparition du périlème et du plérome (fig. 222 et 223). Puis il se différencie, à son niveau, quatre cellules circumaxiales aux dépens desquelles s'édifie, la portion centrale de la coiffe. K.V.O. Dahlgren décrit quelques stades de l'embryogénèse du *Lactuca muralis* ; ils seraient identiques à ceux qui leur correspondent chez le *Lactuca virosa*.

LACTUCA MURALIS Fres. (= *Phænopus* Coss. et Germ.)

Développement de l'embryon : Il nous a été donné d'observer seulement deux stades de l'embryogenèse du *L. muralis* : l'un (fig. 137), correspond à l'apparition du dermatogène dans les cellules α de l'étage q et au niveau de l'étage m ; l'autre, permet d'identifier les étages fondamentaux à partir desquels prennent naissance la partie cotylée, l'hypocotyle, les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et l'assise calyptrogène (fig. 138). Sur le même embryon une segmentation transversale se fait au niveau de l'étage n , dans une cellule circumaxiale, alors qu'il se produit ordinairement un cloisonnement vertical. Il est impossible de tirer des conclusions d'une seule observation en ce qui concerne les répercussions d'un tel comportement sur les origines de l'écorce au sommet radiculaire.

CREPIS VIRENS L.

Développement de l'albumen : M. Nawaschin (78) représente, dans le sac embryonnaire du *C. virens*, un sporophyte bicellulaire et un albumen dont les noyaux sont en voie de division. Comme les fuseaux sont libres dans le protoplasme, il semble bien que l'albumen soit initialement nucléaire, mais il est cependant préférable de soumettre ce fait à une vérification.

Bordé par un tapis de cellules isodiamétriques, le sac embryonnaire est élargi à la base et tubuleux au sommet (fig. 231). Il perd cette forme quand les cellules de l'albumen se sont multipliées et lorsque l'embryon a atteint le stade des quadrants (fig. 236). Dans la partie élargie, il renferme, au moment de la fécondation, l'oosphère et un volumineux noyau secondaire ; dans la partie tubuleuse, trois ou quatre antipodes sont présentes ; elles persistent au cours des premiers cloisonnements de l'albumen (fig. 232, 233 et 234), et, même à des stades relativement âgés, nous avons rencontré au sommet de l'albumen une cellule qui pourrait être assimilée à une antipode (fig. 236).

Contrairement à M. Nawaschin, nous avons observé un albumen bicellulaire, cloisonné horizontalement, au moment de la première division de l'oospore (fig. 232). En 233, correspond au proembryon bicellulaire, un albumen dont les noyaux, toujours au nombre de deux, ont subi une augmentation importante de volume. L'albumen tétracellulaire est obtenu à la suite de la bipartition verticale des deux éléments initialement formés (fig. 234). Les cellules de l'albumen se divisent ensuite régulièrement, tant dans la région chalaizienne que dans la région micropylaire (fig. 236). Vers le début de la différenciation cotylédonaire de l'embryon, l'albumen commence à être digéré, d'abord dans la région qui avoisine les cotylédons (fig.

235) puis en presque totalité ; dans la graine adulte, il est représenté seulement par quelques assises de cellules (fig. 230).

D'après K. Schnarf (104), il se forme un albumen cellulaire chez le *C. biennis*.

Dahlgren (24), étudiant en 1920 le *C. blattarioides*, n'a pas observé les tout premiers stades des divisions de l'albumen, cependant, il a constaté la présence d'un albumen cellulaire si précoce que, au moins pour cette espèce, il ne croit pas possible d'admettre un stade nucléaire antérieur.

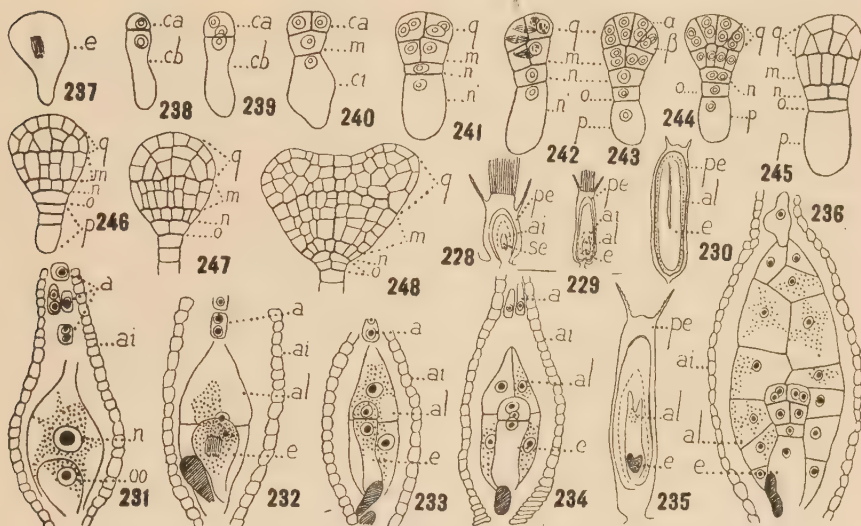


FIG. 228 à 248. — *Crepis virens* L. Développement de l'albumen et de l'embryon. G. : 235 : 13 pour 228, 229 et 230 ; 180 pour 236.

Développement de l'embryon : L'œuf se divise (fig. 237) par une cloison horizontale (fig. 238), puis, aux dépens de l'embryon bicellulaire, il se forme une tétrade en T régulière (fig. 240). Plus tard, se différencient les quadrants (fig. 241), et, aux dépens de ces derniers, huit cellules qui peuvent, selon leur emplacement et, par suite, selon leurs destinées, être désignées par les lettres α ou β (fig. 242, 243 et 244). La différenciation du dermatogène dans cet étage (fig. 245), puis les divisions qui lui font suite sont très ordonnées : l'apparition du périblème et du plérome (fig. 246 et 247) et les divisions au niveau des segments α et β sont particulièrement nettes jusqu'à l'apparition des protubérances cotylédonaire.

Le développement de l'hypocotyle, à partir de la cellule *m* de la tétrade, s'effectue régulièrement; se différencient successivement les premiers éléments du dermatogène (fig. 245) du périblème et du plérome (fig. 246 et 247).

La cellule inférieure *c i* de la tétrade se divise en deux éléments superposés *n* et *n'*. La cellule *n* donne naissance à quatre éléments juxtaposés, (fig. 246) qui se cloisonnent verticalement, isolant quatre éléments circumaxiaux et quatre éléments périphériques; ces derniers assurent l'édification des parties latérales de la coiffe, les autres représentent les initiales de l'écorce.

L'étage *o* issu du cloisonnement transversal de la cellule *n'* est à l'origine de la portion moyenne de la coiffe. A la suite de divisions verticales, il comprend quatre cellules qui se situent sur un même plan, puis donnent naissance à deux tétrades superposées par cloisonnement horizontal (fig. 248).

A partir de la cellule *p*, sœur de la cellule *o*, il se différencie un nombre variable d'éléments dont l'ensemble constitue un sus-penseur filamenteux.

BARKHAUSIA TARAXACIFOLIA DC.

Développement de l'albumen : L'albumen que nous avons figuré en 249, comprend quatre noyaux seulement et, cependant, offre déjà une cloison transversale bien nette. Il est vraisemblable qu'il était cellulaire depuis le début, bien que nous n'ayons pas pu mettre en évidence de cloisons verticales entre les deux noyaux situés dans chacun des étages. Le tégument différencie, en bordure du sac embryonnaire, une assise épithéliale dont les cellules se multiplient de façon remarquable, permettant à l'albumen d'atteindre rapidement une longueur considérable (fig. 250). A la partie chalazienne, le sac embryonnaire renferme de grosses antipodes dont le protoplasme est très dense. Sur la figure 250, qui correspond au stade de la tétrade embryonnaire, l'albumen apparaît nettement cloisonné et formé de trois étages de quatre cellules.

Développement de l'embryon : L'oospore donne naissance à deux blastomères (fig. 251) qui se cloisonnent longitudinalement en haut, transversalement en bas, amenant la formation d'une tétrade en T régulière (fig. 252). Les deux cellules supérieures de cette tétrade donnent les quadrants, puis, suivant la règle habituelle, huit cellules (fig. 253) aux dépens desquelles se séparent le dermatogène (fig. 254), puis le périblème et le plérome (fig. 256).

A partir de la cellule *m* (fig. 252), il se différencie successivement deux, puis quatre cellules circumaxiales, dans lesquelles des cloisons verticales font apparaître dans cette région les premiers éléments du dermatogène, du périblème et du plérome (fig. 255 et 256).

La cellule *n*, donne naissance à quatre éléments circumaxiaux qui sont les initiales de l'écorce au sommet radiculaire et à quatre éléments périphériques qui se divisent par une cloison horizontale et fournissent les portions latérales de la coiffe (fig. 253 et 256).

L'élément *o* donne les initiales de la portion moyenne de la coiffe (fig. 254 à 256).

La cellule *p* produit un suspenseur comportant finalement quatre à cinq cellules superposées.

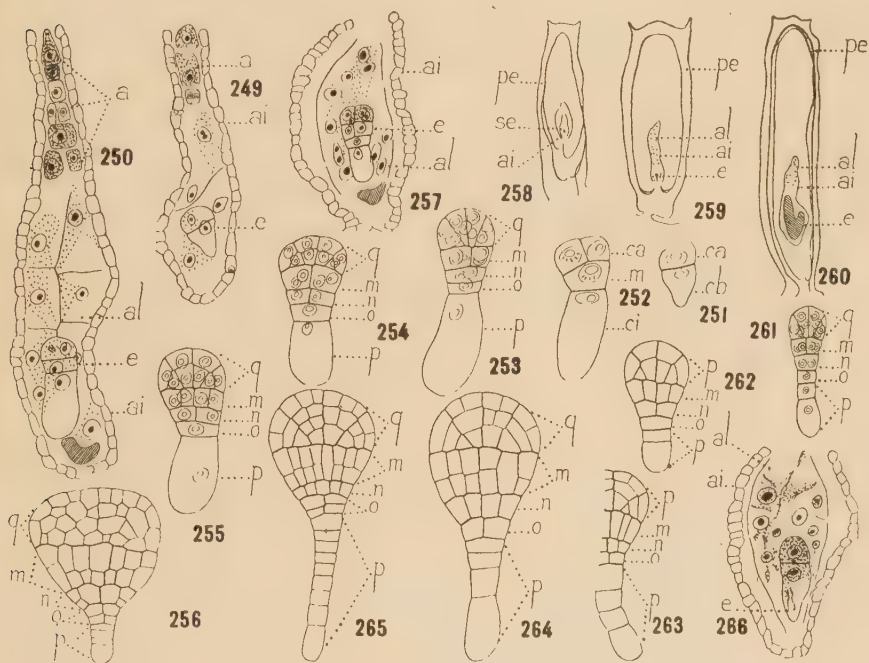


FIG. 249 à 256. — *Barkhausia lararacifolia* DC. — Principaux stades du développement de l'albumen et de l'embryon. — FIG. 257. — *Barkhausia foetida* F.W Schmidt. — FIG. 258 à 265. — *Hieracium muromum* L. Quelques stades du développement de l'embryon. — FIG. 266. — *Hieracium umbellatum* L. Un stade d'albumen. G. : 235 : 18 pour 249 et 250 : 13 pour 258, 259 et 260.

BARKHAUSIA FOETIDA F. W. Schmidt (= *Crepis foetida* L.)

En raison d'avortements très nombreux, nous n'avons disposé que d'un nombre extrêmement restreint de sacs embryonnaires fertiles, parmi lesquels, seul était utilisable celui que nous avons re-

présenté en 257. Il permet de constater que l'albumen est encore nucléaire à l'époque où l'embryon a atteint le stade octocellulaire. Les huit éléments de l'embryon sont disposés comme ils le sont habituellement chez les Composées, c'est-à-dire en quatre étages, l'étage supérieur étant formé par les quatre cellules quadrants.

HIERACIUM UMBELLATUM L.

Développement de l'albumen : D'après les données de S. Murbeck (75) sur les *Hieracium grandidens*, *serratifolium* et *colophyllum*, le développement de l'albumen s'effectuerait d'abord par divisions nucléaires, non accompagnées d'un cloisonnement. Mais K.V.O. Dahlgren (24) croit plutôt que l'albumen est cellulaire dès le début ; il fonde son opinion sur un dessin publié par Rosenberg (96), d'un sac embryonnaire aposporique de l'*H. flagellare*, dans lequel cinq cellules d'albumen sont représentées, disposées en file. En 1919, K. Schnarf (102) a constaté que la formation de l'albumen appartenait au type cellulaire chez l'*H. aurantiacum*. Les résultats que nous avons obtenus en nous adressant à l'*H. umbellatum*, sont en contradiction avec les résultats de Rosenberg et de Schnarf. Dans cette espèce l'albumen est nettement nucléaire ; il renferme encore, quand l'embryon atteint l'état bicellulaire, de nombreux noyaux libres à l'intérieur d'un cytoplasme abondant. A cette époque, il est impossible d'identifier des synergides ou des antipodes (fig. 266).

Développement de l'embryon : L'œuf donne naissance à deux blastomères (fig. 267) qui se cloisonnent, longitudinalement en haut, transversalement en bas (fig. 268), amenant la formation d'une tétrade en T régulière. Les quadrants (fig. 269), puis les éléments α et β (fig. 271) prennent naissance à partir de l'étage apical. La différenciation du dermatogène (fig. 272) et les divisions cellulaires qui lui font suite ne présentent pas de divergence avec le type du *Senecio vulgaris* : l'apparition du périblème et du plérôme (fig. 273) et les divisions qui précèdent (fig. 273 à 276) la formation des protubérances cotylédonaire (fig. 277) se produisent également suivant un schéma tout à fait classique.

Le développement des éléments issus de la cellule intermédiaire *m* de la tétrade est régulier. Le dermatogène se différencie d'abord (fig. 272), puis il se sépare le périblème et le plérôme (fig. 273). Par la suite, les cellules situées en dehors du dermatogène se cloisonnent, d'abord horizontalement, puis verticalement (fig. 274 à 277).

La cellule inférieure *c i* de la tétrade se divise en deux éléments superposés *n* et *n'*. La cellule *n* donne naissance à deux, puis à quatre éléments juxtaposés qui se segmentent verticalement, isolant des cellules périphériques et des cellules cicumaxiales (fig. 273). A un stade assez avancé du développement de l'embryon (fig. 277),

les éléments périphériques de l'étage *n* ne sont pas encore cloisonnés horizontalement : leur division est ainsi bien plus tardive chez les *Hieracium* que chez les autres Composées. La cellule *n'* se divise en deux éléments superposés *o* et *p*. Il est probable que les initiales de la région moyenne de la coiffe proviennent du cloisonnement direct de la cellule *o*. Cependant il ne nous a pas été donné de suivre avec précision les segmentations des éléments situés au-dessous de l'étage *n* ; il se pourrait que la cellule *o* se divise d'abord transversalement. Elle participerait ainsi, par l'élément isolé vers le bas, à la construction du suspenseur filamenteux, et seuls les articles inférieurs composant cet organe proviendraient dans ce cas de la division de la cellule *p*. Néanmoins, la cellule *o*, à l'état jeune (fig.

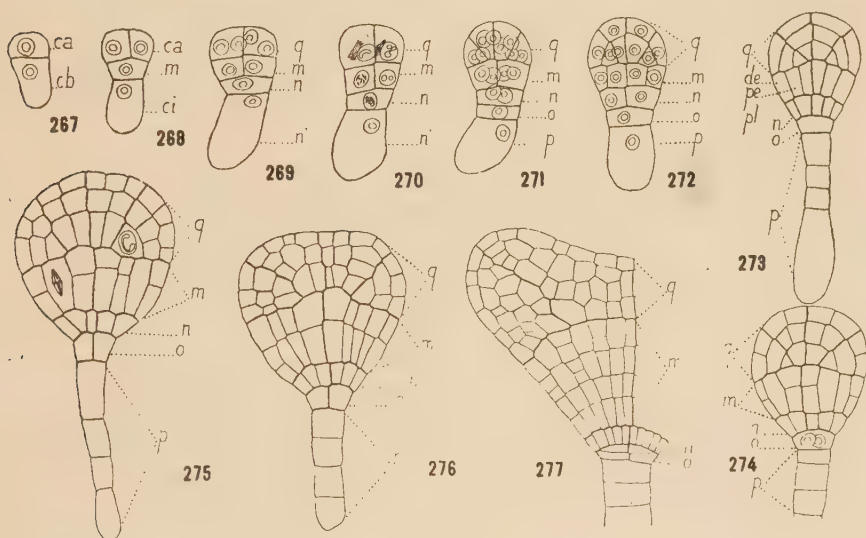


FIG. 267 à 277. — *Hieracium umbellatum* L. Développement de l'embryon. G. : 195.

271 et 272), est courte et il est peu probable qu'elle ait pu donner, l'un des éléments qui, dans le suspenseur sont toujours fortement allongés, même aux jeunes stades (fig. 273).

HIERACIUM MURORUM L.

Développement de l'embryon : Le développement de l'embryon n'est pas différent de celui que nous venons de décrire, chez l'*Hieracium umbellatum*. Dans le sporophyte figuré en 261, il est possible d'identifier les étages fondamentaux *q*, *m*, *n*, *o* et *p*.

Le dermatogène se différencie normalement au niveau de l'étage *q*, comme en témoigne la figure 262 ; sous cette assise externe, périblème et plérôme se séparent par cloisons parallèles à celles qui délimitent le dermatogène (fig. 263 et 264). Il s'effectue un cloisonnement radial de ces différentes assises (fig. 265).

La figure 262 fait assister à la naissance du dermatogène au niveau de l'étage *m*. Le périblème et le plérôme apparaissent en 263. Ces trois histogènes se divisent ensuite transversalement (fig. 264 et 265).

L'étage *n*, se segmente d'abord en deux (fig. 262), puis en quatre éléments juxtaposés (fig. 263).

Dans la cellule *o*, il apparaît, des cloisons verticales (fig. 263), puis, dans les cellules-filles, des parois horizontales (fig. 265).

Les initiales de la portion moyenne de la coiffe se différencient ainsi plus tardivement que chez l'*Hieracium umbellatum* où elles se délimitent directement à l'aide de parois horizontales, s'insérant latéralement sur la cloison inférieure des cellules périphériques de l'étage *n*.

Le suspenseur après le stade représenté en 264, s'accroît considérablement et compte finalement jusqu'à 9 cellules (fig. 265).

L'étude de l'embryon, dans la tribu des Cichoriées était, antérieurement à nos recherches, beaucoup moins poussée. A propos de l'embryon du *Cichorium Intybus* L., E. Carano s'exprime de la façon suivante : « de la même façon que chez les *Bellis* et les *Calendula*, la cellule terminale se divise longitudinalement quelque temps avant que la cellule basale se cloisonne transversalement comme en fait foi la direction du fuseau nucléaire. » Nous interrompons ici la citation en raison de la terminologie spéciale qu'emploie le savant italien. L'embryon, après cette première segmentation comporte un étage bicellulaire *c a* et les deux étages *m* et *c i* provenant de la cellule basale. Les étages *c a* et *m* comprendraient déjà, chacun, quatre cellules avant que la cellule *c i* ne soit divisée. Sans accompagner son explication de figures, E. Carano indique que les stades ultérieurs sont identiques à ceux que l'on rencontre dans les genres *Bellis*, *Calendula* et *Helianthus* ; aussi croit-il superflu de les prendre en considération. De la sorte il nous est impossible de savoir, en nous en tenant aux données de Carano, si les initiales de la coiffe ont une origine précoce ou bien tardive. En nous basant sur nos recherches personnelles, nous sommes à même de pouvoir affirmer que les embryons, dans la majeure partie des genres se développent conformément au type du *Senecio vulgaris*.

En dehors des résultats que nous avons pu établir en ce qui concerne les genres *Cichorium*, *Hypochaeris*, *Picris*, *Helminthia*, *Pterotheca*, *Chondrilla*, *Taraxacum*, *Sonchus*, *Lactuca*, *Crepis*, *Barkhausia* et *Hieracium*, il existe nombre d'indications sur le développement de l'albumen dans la tribu. Sans compter les travaux

de K.V.O. Dahlgren sur le *Chondrilla juncea*, de S. Schwere (106), S. Murbeck (75), L. Schkorbatow (101) sur divers *Taraxacum*, de K.V.O. Dahlgren (24) et H. A. Jones (58 et 59) sur les *Lactuca*, de K.V.O. Dahlgren (24) et M. Nawaschin (79) sur les *Crepis*, de K. Schnarf (101), S. Murbeck (75), K.V.O. Dahlgren (24), O. Rosenberg (95 à 98), sur les *Hieracium*, travaux que nous avons mentionnés, à propos des espèces que nous avons étudiées, il faut citer encore les observations de K.V.O. Dahlgren (24) sur les genres *Lampsana*, *Reichardia* et *Tragopogon* et de W. Poddubnaja-Arnoldi (89), sur les *Scorzonera tau-saghyz* L. et B.

Chez le *Lampsana communis*, K.V.O. Dahlgren indique que de très jeunes albumens sont déjà cellulaires, mais le mécanisme des premières divisions lui est resté inconnu. D'après le même auteur, l'albumen du *Reichardia tingitana* est cellulaire et il en serait de même selon toute vraisemblance chez le *Tragopogon pratensis*.

Conclusions

Les renseignements que nous apportons en contribution à l'étude embryologique des Composées, concernent à peu près exclusivement le développement de l'albumen et de l'embryon.

A —ALBUMEN :

D'après les travaux de nos prédécesseurs, c'est au type cellulaire qu'appartiendrait la majeure partie des albumens des Composées. La cloison initiale se situe en principe dans un plan perpendiculaire à l'axe du sac embryonnaire. Cependant, nous avons fait mention, dans l'étude spéciale, d'observations de divers auteurs qui ont noté une première paroi longitudinale dans un certain nombre d'espèces. En ce qui nous concerne, nous avons eu l'occasion d'étudier les stades initiaux du développement d'albumens cellulaires chez l'*Anthemis tinctoria* L., le *Matricaria discoidea* DC., le *Tanacetum vulgare* L., le *Tussilago Farfara* L., le *Cichorium Intybus* L., le *Chondrilla juncea* L., le *Sonchus oleraceus* L., le *Lactuca virosa* L., le *Crepis virens* L. et le *Barkhausia taraxacifolia* DC. Dans tous les cas nous avons noté que la différenciation d'une paroi horizontale accompagnait la division du noyau initial d'albumen.

Nous nous sommes abstenus soigneusement de conclure à l'état cellulaire d'un albumen chaque fois qu'il nous a été impossible d'observer la première division de ce tissu. Trop souvent, des chercheurs ont préjugé de sa nature en se basant sur des stades qui comprennent déjà quelques cellules. Une telle pratique doit être rejetée puisque, on sait maintenant que, dans certains albumens où la cinèse du noyau initial n'est pas accompagnée d'un cloisonnement, des parois apparaissent dès la première division des noyaux-

filis. Il est évident que, malgré la précocité de leur état cellulaire, de tels albumens doivent être considérés comme nucléaires. Par contre, il est facile de s'assurer de l'état nucléaire d'un albumen puisque, jusqu'à présent, il n'a jamais été donné, chez les Composées, de constater le retour à l'état nucléaire d'un albumen initialement cellulaire. C'est pourquoi nous considérons comme appartenant au type nucléaire, même lorsque nous n'avons pas eu à notre disposition les stades initiaux du développement, les albumens du *Chrysanthemum indicum* L., du *Dimorphotheca pluvialis* Moench, des *Centaurea Jacea* L. et *Cyanus* L., du *Pterotheca bifida* Fish., du *Taraxacum officinale* Wigg., du *Barkhausia foetida* F. W. Schmidt, des *Hieracium umbellatum* L. et *murorum* L. Nous rappelons à ce sujet que dans deux espèces voisines, le *Barkhausia taraxacifolia* DC. et le *B. foetida* F. W. Schmidt, les albumens appartiennent respectivement aux deux types différents, nucléaire et cellulaire. Il n'est donc pas surprenant de constater la coexistence de ces types dans une même tribu : cette particularité avait été rencontrée déjà, mais de façon très rare, chez les Composées ; nous en avons trouvé de nouveaux exemples dans les tribus des Anthémidées et des Cichoriées.

Lorsque les albumens appartiennent au type cellulaire, les cloisonnements amènent la formation d'un tissu dont les éléments se disposent assez longtemps de façon symétrique, par rapport à l'axe du sac embryonnaire. Dans la majeure partie des cas, les segmentations se font plus rapidement dans la région qui avoisine l'embryon. Lorsque les albumens sont du type nucléaire, la répartition des noyaux n'est pas comparable dans les divers genres que nous avons étudiés : parfois, ils se disposent uniformément dans le sac embryonnaire, le plus souvent ils se répartissent de façon uniforme sur le pourtour du sac. L'apparition des premières cloisons est précoce ; elle a lieu à peu près à l'époque où l'embryon se trouve au stade octocellulaire. A cette époque, les noyaux ont tendance à s'accumuler autour du sporophyte et, c'est à ce niveau que se différencient les parois initiales.

B - EMBRYON

L'embryon des Composées se développe, dans toutes les espèces que nous avons étudiées, selon des lois identiques à celles que R. Souèges a énoncées à propos du *Senecio vulgaris* L. Les différences portent sur des points secondaires. Dans certains cas, les segmentations sont relativement lentes au niveau de la partie cotylée ; la région hypocotylée présente alors un état avancé de différenciation, tandis que les protubérances cotylédonaires commencent seulement à apparaître. Dans d'autres cas, c'est le phénomène inverse qui se produit. Les divisions s'effectuent généralement de façon très régulière au niveau de la partie cotylée, mais chez certaines espèces, des

cloisonnements irréguliers rendent impossible la détermination de la part qui revient aux segments initiaux α et β dans la construction des parties cotylée et épicotylée.

C'est surtout au niveau de la cellule o que nous avons noté les variations les plus intéressantes. Il est incontestable dans certains cas, probable seulement dans d'autres, que cet élément engendre deux tétrades superposées et que, seule la tétrade supérieure intervient dans la construction de la portion moyenne de la coiffe. Ce comportement de la cellule o est intéressant, mais il est apparemment assez peu répandu et sans effet sur le tableau des lois du développement puisque, dans tous les cas, c'est la cellule o qui, à la quatrième génération, produit la région moyenne de la coiffe, soit directement, soit après avoir donné naissance à deux étages.

Si les observations de Carano sur les *Bellis* et les *Calendula* avaient pu être confirmées et étendues, il eût été possible de tirer de l'embryogénie des Composées des conclusions intéressantes en ce qui concerne la subdivision de la famille en tribus et sous-familles, peut-être même en familles véritables comme l'eût désiré Johansen (57). En effet, chez les *Bellis*, la cellule correspondant à l'étage n' de R. Souèges, isole un élément méristématique dont la division horizontale fournit, d'une part, un segment D du côté de l'embryon et, d'autre part, plusieurs cellules qui apportent leur contribution à la formation du suspenseur. Dans le cas des *Calendula*, les lois du développement ne sont plus respectées dès la troisième génération, l'étage n' intervenant uniquement dans la construction d'une partie du suspenseur et ne participant pas à l'édification de la coiffe. Chez les *Calendula*, la cellule p du proembryon octocellulaire se comporterait donc comme une véritable cellule hypophysaire, et l'embryon s'apparenterait étroitement à celui du *Polygala vulgaris* L. et de l'*Impatiens Balfourii* Hook.

D'une façon générale, il est certain que les destinées des éléments différenciés lors de la troisième et de la quatrième générations sont souvent moins fixes que celles des étages qui sont isolés dès la première génération. C'est ainsi que chez les Labiées ou les Scrofulariacées, la cellule hypophysaire peut aussi bien être un élément intermédiaire m , cellule-fille supérieure de la cellule basale, qu'une descendante de m au premier degré, et les deux cas peuvent se produire selon toute vraisemblance dans une même espèce. C'est dire qu'il ne convient pas d'attacher une importance trop grande au cas des *Bellis*. Les particularités des *Calendula* présenteraient plus d'intérêt si elles se répétaient au sein de la famille. Nous n'avons malheureusement pas eu l'occasion de vérifier les recherches de Carano sur les espèces qu'il a étudiées. Si ses observations sont exactes, ce qui est probable étant donnée la haute valeur des travaux de ce savant, il est cependant surprenant que, dans toutes les Composées que nous avons examinées suffisamment en

détail, nous n'avons jamais rencontré de cas semblables à ceux des *Bellis* et des *Calendula*.

Est-il possible, à la lumière de ces observations de déterminer avec précision les limites exactes de l'ordre des Campanales ? Doit-on y maintenir les Composées ou les en séparer pour en faire un ordre à part, dont il faudrait peut-être, rechercher les origines et bien définir la place du point de vue taxinomique ? Nous avons rappelé, dans l'introduction, l'opinion des systématiciens, tels R. von Wettstein (121) pour qui la parenté des Composées avec les familles qui les précèdent dans la classification paraît indubitable. Il semble bien que la plupart des embryologistes qui ont eu à aborder ce sujet, ont partagé l'opinion commune des botanistes. C'est ainsi que Rosen (95) fait dériver les Composées des Lobéliacées et considère que les ancêtres des Stylidiacées, des Goodéniacées et des Composées doivent être recherchés dans des formes comparables à celles des Campanulacées et des Lobéliacées. Ce dernier auteur prétend même, en se basant sur des données embryologiques faire remonter l'origine des Campanales aux Tubiflores, dont l'ancêtre commun serait vraisemblablement quelque Scrofulariacée à caractères archaïques. Cette opinion n'est pas universellement acceptée. Comme le fait remarquer K. Schnarf (104) qui adopte la classification de R. von Wettstein, les Composées diffèrent des autres Campanales par d'importants caractères : « D'abord, écrit-il, bon nombre d'espèces, appartenant à des subdivisions diverses de la famille, possèdent au niveau des anthères, un tapis amiboïde ou un périplasmodium, alors que rien de semblable n'a été signalé dans les autres familles. Les Composées ont des grains de pollen trinucclés ; chez les Campanulacées et les Goodéniacées, ils sont binucclés. Chez certaines espèces, il se forme, fréquemment, un assez grand nombre de cellules mères du sac embryonnaire, et, de plus, toutes les anomalies possibles se rencontrent dans le développement du sac. L'albumen des Composées ne produit jamais d'haustoriums ; mais, par contre, il n'est pas rare d'assister chez ces plantes au développement d'un appareil antipodial puissant ». Tout récemment, P. Crété (23) s'est efforcé de démontrer, en se basant sur les données fournies par l'albumen et par l'embryon, qu'il était pratiquement impossible de faire dériver les Composées des Campanulacées et des Lobéliacées, et que ces dernières familles ne présentaient, selon toute apparence, que des ressemblances fortuites avec les Scrofulariacées. Cette opinion est aussi la nôtre. En ce qui concerne l'albumen, nous n'avons pratiquement rien à ajouter à la citation de Schnarf. Toutes les familles que l'on groupe dans les Campanales ont des albumens cellulaires et, en dépit de l'opinion de Rosen (95) et de Subramanyan (117), il n'existe, apparemment, aucun cas de transition, entre les albumens à formations haustoriales des Campanulacées, et ceux des Composées. Même chez les Goodéniacées où

de tels haustoriums sont inexistants, le cloisonnement de l'albumen, s'effectue selon des règles précises qui font absolument défaut chez les Composées. Si nous faisons intervenir dans ces questions de phylogénie, à côté des données fournies par l'albumen, celles que l'on peut tirer de l'embryon, comme le propose P. Crété (23), les relations des Composées, avec les familles de l'ordre des Campanales nous apparaissent encore plus imprécises. De point de vue embryogénique, l'embryon des Campanulacées et des Lobéliacées appartient non plus à la première, mais à la deuxième période du système embryogénique. Il est vrai, cependant, qu'elles occupent dans cette seconde période une place identique à celle qui se trouve assignée aux Composées, dans la première période. Les Stylidiacées, par contre, se rangent dans une case tout à fait différente de la classification périodique.

Il semble que les Composées présentent des parentés plus étroites avec certaines familles dont on les rapprochait couramment dans les classifications anciennes. Elles sont, en effet, très voisines des Valérianacées puisque les espèces de ce groupe (*Valeriana olitoria* Poll., *Centranthus ruber* DC. et *C. angustifolius* DC.) qui ont été examinées du point de vue embryogénique, s'apparentent nettement au type embryonomique du *Senecio vulgaris* (112 et 113). C'est également au même archétype que se rattachent les Dipsacacées, les formes proembryonnaires irrégulières du *Scabiosa succisa* rappelant très exactement celles qui se rencontrent chez les Valérianacées et, d'autre part, la tétrade globuleuse de cette espèce ne pouvant être classée dans un autre groupe embryogénique que le premier auquel appartient l'archétype des Composées.

Ces caractères embryogéniques ne sont nullement en contradiction avec les renseignements que nous fournit le développement de l'albumen : celui-ci est cellulaire chez les Valérianacées, comme chez les Dipsacacées et présente, dans ses premiers cloisonnements, les mêmes variations que chez les Composées. On peut ajouter, en outre, que le tapis amiboïde des anthères des Dipsacacées correspond au périplasmodium des Valérianacées ; que l'assise interne du tégument ovulaire se comporte comme une assise épithéliale digestive chez les Dipsacacées comme chez les Composées.

Il ressort nettement de ces données qu'il est difficile de réunir les Composées aux Campanulacées et aux familles affines à celles-ci, dans l'alliance des Campanales ; qu'il est, au contraire, plus rationnel de les maintenir dans l'alliance des Astérales avec les Valérianacées et les Dipsacacées.

D'après une phylogénie strictement basée sur l'embryogénie, quelle serait la place des Composées dans la série des Phanérogames ? Les embryons se rattachant au type du *Senecio* sont rares chez les Gamopétales ; ils ont été signalés chez les *Lamium*, les *Galeopsis*, les *Menyanthes* et quelques Boragacées. Chez les Dialypétales,

ils ont été rencontrés plus souvent avec des variations plus ou moins profondes, par exemple chez les Malvacées, les Tiliacées, les Thyméléacées, les Oxalidacées, les Polygalacées et les Balsaminacées. Chez les Apétales, l'*Urtica pilulifera* reproduit assez fidèlement les dispositions du type *Senecio*. Parmi les Monocotylédones, les formes proembryonnaires des Liliacées (*Muscari comosum*) sont tout à fait identiques par leur mode de construction à celles des Composées ; elles n'en diffèrent que par les destinées de leurs étages constitutifs. Par la puissance égale de division de leurs blastomères jusqu'au delà de la quatrième génération, les lois qui président à l'édification de ces formes offrent un caractère nettement primitif. Dans ce caractère primitif et dans sa répartition très dispersée dans la série de Phanérogames, peut-on vraiment trouver des raisons pour considérer les Composées comme la plus évoluée des plantes de la série ? Ces raisons, plus apparentes que réelles, on les a recherchées dans la grande adaptation des organes sexuels, dans la multiplicité des individus et des espèces qui en résultent, dans l'étendue de la famille largement représentée à la surface du globe, jusque dans la zone des neiges perpétuelles.

Vu : *Le Président de Thèse*
M. MASCRÉ.

Vu : *Le Doyen*
R. FABRÉ.

Vu et permis d'imprimer :
le Recteur de l'Académie de Paris
J. SARRAILH.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 AYRES (J.A.). — Flower of *Adenocaulon bicolor* (Bot. Gaz, 1915, **50**, pp. 154-157).
- 2 AFZELIUS (K.). — Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen (Acta Horti Bergiani, 1924, **8** Nr. 7).
- 3 BABCOCK (E.B.) et NAWASCHIN (M.). — The genus *Crepis* (Bibliog. Genet., 1930, **6**).
- 4 BARGHAVA (H.R.). — Contribution to the morphology of *Eclipta erecta* L. (Proc. Indian Acad. Sci. B. 1935, pp. 325-338).
- 5 BATTAGLIA (E.). — Ricerche cariologiche e embriologiche sul genere *Rudbeckia* (Asteraceae), VIII, Semigamia in *Rudbeckia laciniata* L. (Nuovo Giorn. Bot. Ital. N.S. 1946, **53**, pp. 483-511).
- 6 BATTAGLIA (E.). — Ricerche cariologiche e embriologiche sul genere *Rudbeckia* (Asteraceae), IX, Semigamia in *Rudbeckia speciosa* Wender (Nuovo Gior. Bot. Ital. N.S., 1947, **54**, pp. 1-29).
- 7 BERGMAN (B.). — Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Leontodon* und *Picris* (Svensk Bot. Tidskr., 1935, **29**, pp. 155-301).
- 8 BERGMAN (B.). — Eine neue apomiktische *Antennaria* (Svensk Bot. Tidskr., 1937, **31**, pp. 429-443).
- 9 BERGMAN (B.). — Studies on the embryo sac mother cell and its development in *Hieracium* subg. *Archieracium* (Svensk Bot. Tidskr., 1941, **35**, pp. 1-42).
- 10 BILLINGS (F.H.). — Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung (Flora, 1901, **88**, pp. 253-318).
- 11 CARANO (E.). — Su particolari anomalie del sacco embrionale di *Bellis perennis* (Ann. di Bot., 1913, **2** pp. 435-439).
- 12 CARANO (E.). — Sull'embriologia di *Senecio vulgaris* L. (Rendic. d. Real Acc. dei Lincei, Ser. 5, 1915, **24**, pp. 1244-1248).

- 13 CARANO (E.). — Ricerche sull'embriogenesi delle Asteraceae (Ann. di Bot., 1915, **13**, pp. 251-301).
- 14 CARANO (E.). — Contributo alla embriologia dei generi *Aster* e *Solidago* (Rendic. d. Reale Acc. dei Lincei, Ser. 5, 1918, **27**, pp. 255-257).
- 15 CARANO (E.). — Studio cito-embriologico sul genere *Erigeron* (Rendic. d. Reale Acc. dei Lincei, Ser. 5, 1920, **29**, pp. 157-159).
- 16 CARANO (E.). — Nuove ricerche sulla embriologia delle Asteraceae (Ann. di Bot., 1922, **15**, pp. 97-196).
- 17 CHAMBERLAIN (C.J.). — The embryo sac of *Aster Novae-Angliae* (Bot. Gaz., 1895, **20**, pp. 205-212).
- 18 CHAMBERLAIN (C.J.). — The embryo sac of *Aster* and *Solidago* (Bot. Gaz. 1918, **65**, p. 572).
- 19 CHIARUGI (A.). — L'evoluzione delle cellule del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune Asteracee (Nuovo Giorn. Bot. Ital. N.S., 1927, **34**, pp. 783-828).
- 20 COOPER (G.O.). — Cytological investigations of *Erechtites hieracifolia* (Bot. Gaz., 1936, **98**, pp. 348-355).
- 21 COULTER (J.M.) and CHAMBERLAIN (Ch.J.). — Morphology of Angiosperms (D. Appleton, édit., New-York, 1912).
- 22 CRÈTE (P.). — Recherches histologiques et physiologiques sur l'embryologie des Labiatiflores — Contribution à l'étude des formations haustoriales (Thèse Doct. ès-Sc., Paris, 1942).
- 23 CRÈTE (P.). — Répartition et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes et, plus particulièrement, chez les Gamopétales (Ann. Sc. nat., Bot., 11^e ser., 1951, **12**, pp. 131-192).
- 24 DAHLGREN (K.V.O.). — Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung (Zeitschr. Bot., 1920, **12**, pp. 481-516).
- 25 DAHLGREN (K.V.O.). — Notes on the ab initio cellular endosperm (Bot. Notiser, 1923, pp. 1-24).
- 26 DAHLGREN (K.V.O.). — Studien über die Endospermibildung der Kompositen (Svensk Bot. Tidskr., 1924, **18**, pp. 177-203).
- 27 DIANOWA (W.J.), SOSNOVETZ (A.A.), STESCHINA (N.A.). — Vergleichende zytoembryologische Untersuchungen der Varietäten von *Parthenium argentatum* Gray und *P. incanum* Gray (Beih. bot. Centralbl., 1935, **53**, pp. 293-308).
- 28 DIETTERT (R.A.). — The morphology of *Artemisia tridentata* (Nutt., Lloydia, 1938, **1**, pp. 3-74).
- 29 DOLL (W.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipsaceen und Dipsaceenähnlichen Pflanzen (Bot. Arch. Mez., 1927, **17**, pp. 107-146).
- 30 ENGLER (A.) und PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamilien (Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1894).

- 31 ESAU (K.). — Morphology of reproduction in Guayule and certain other species of *Parthenium* (Hilgardia, 1946, **17**, pp. 61-101).
- 32 FAGERLIND (F.). — Drei Beispiele des *Fritillaria*-Typus (Svensk Bot. Tidskr., 1939, **33**, pp. 188-204).
- 33 FAGERLIND (F.). — Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des *Adora* («*Lilium*») - Typus (Acta Horti Bergiani, 1939, pp. 1-49).
- 34 FAGERLIND (F.). — Die Embryosackentwicklung bei *Tanacetum vulgare* und einigen *Chrysanthemum*-Arten. (Svensk Bot. Tidskr., 1941, **35**, pp. 157-176).
- 35 FAGERLIND (F.). — Makrosporogenese und Embryosackbildung bei agamospermischen *Taraxacum*-Biotypen (Svensk Bot. Tidskr., 1947, **41**, pp. 365-390).
- 36 FLEISCHER (E.). — Beiträge zur Embryologie der Monocotylen und Dicotylen (Flora, 1874, **57**, pp. 369-375, 384-394, 401-411 et 417-448).
- 37 GENTSCHEFF (G.). — Zytologische und embryologische Studien über einige *Hieracium*-Arten. (Planta, 1937, **27**, pp. 165-195).
- 38 GERASSIMOVA (H.). — Fertilization in *Crepis capillaris* (Cellule, 1933, **42**, pp. 103-148).
- 39 GOODWIN (H.R.). — *Solidago* (Amer. Journ. Bot., 1937, pp. 627-640).
- 40 GUIGNARD (L.). — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes (Ann. Sc. nat. Bot., 1882, 6^e série, **13**, pp. 136-199).
- 41 GUIGNARD (L.). — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (Journ. de Bot. 1893, **7**, p. I).
- 42 GUIGNARD (L.). — Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes (C.R. Acad. Sc., 1900, **131**, p. 52).
- 43 GUSTAFSSON (A.). — Studies on the mechanism of parthenogenesis (Hereditas, 1935, **21**, pp. 1-112).
- 44 HAKANSSON (A.). — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen (Acta Univ. Lund N.F. Avd. II, 1923 7^e série, **18**, pp. 1-120).
- 45 HARRIS (C.J.). — The development of the flower and seed in *Galinsoga ciliata* (Raf.) Blake. (Univ. Pittsburgh Bull., 1937, **32**, pp. 131-137).
- 46 HEGELMAIER (F.). — Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms (Nov. Acta d. ksl. Leop.-Carol. deutschen Ak. d. Naturf., 1885, **49**).
- 47 HEGELMAIER (F.). — Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung (Bot. Zeit., 1889, **47**, pp. 805, 821 et 837).
- 48 HOFFMANN (O.). — Compositae (Engler (A.) und Prantl (K.) Pflanzen-Familien-IV, 1899, **5**, p. 87).

- 49 HOFMEISTER (W.). — Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen (Leipzig, 1849).
- 50 HOFMEISTER (W.). — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1858, **1**, pp. 82-190).
- 51 HOLMGREN (J.). — Die Entwicklung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria* (Svensk Bot. Tidskr., 1915, **9**, pp. 171-183).
- 52 HOLMGREN (J.). — Apogamie in der Gattung *Eupatorium* V.M. (Svensk Bot. Tidskr., 1916, **10**, pp. 263-269).
- 53 HOLMGREN (J.). — Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium* (K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 1919, **59**, pp. 1-118).
- 54 HOWE (D.T.). — A preliminary notice concerning the development of the embryo-sac in *Grindelia squarrosa* (Proc. Nebraska Acad. Sci. 1922, **5**).
- 55 HOWE (D.T.). — Development of embryo sac in *Grindelia squarrosa* (Bot. Gaz., 1926, **81**, pp. 280-296).
- 56 HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants (I. Dicotyledons. Mac Millan Co, edit., Londres, 1926).
- 57 JOHANSEN (D.A.). — Plant Embryology (Chronica Botanica Company, Waltham, Mass., U.S.A., 1950).
- 58 JONES (H.A.). — Pollinisation and life history of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) (Hilgardia, 1927, **2**, pp. 425-442).
- 59 JONES (H.A.). — Pollinisation and life history studies of Lettuce (*Lactuca sativa*) (Proc. intern. Congr. Plant Sci. Ithaca, N.Y. 1929, **2**, pp. 1045-1049).
- 60 JUEL (O.). — Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) R. Br. (Bot. Centralbl., 1898, **74**, pp. 369-372).
- 61 JUEL (O.). — Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (Svenska Vet. Akad. Handl., 1900, **33**, pp. 1-59).
- 62 KIRKWOOD (J.E.). — The life history of *Parthenium* (Guayule) (Amer. Rev. Trop. Agr., 1910, **1**, pp. 193-205).
- 63 LAND (W.J.G.). — Double fertilization in Compositae (Bot. Gaz., 1900, **30**, pp. 252-260).
- 64 LANGLET (O.F.). — On the embryology of *Adenostyles* (Svensk Bot. Tidskr., 1925, **19**, pp. 252-260).
- 65 LAVIALLE (P.). — Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées (Ann. Sc. nat. Bot., 1912, 9^e sér., **5**, pp. 39-141).
- 66 MAHESHWARI (P.). — The *Fritillaria* type of embryo-sac: a critical review (Journ. Indian Bot. Soc., 1946, M.O.P. Iyengar Com. Vol., pp. 101-119).
- 67 MAHESHWARI (P.) et HAQUE (A.). — The embryo sac of *Chrysanthemum Parthenium* L. (Bernh.) (New Phyt., 1949, **48**, pp. 255-258).

- 68 MAHESHWARI (P.) et SRINIVASAN (A.R.). — A contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor* Nutt. (New Phyt., 1944, **43**, pp. 135-142).
- 69 MARTIN (G.W.). — Development of the flower and embryo-sac in *Aster* and *Solidago* (Bot. Gaz., 1892, **17**, pp. 353-358 et 406-411).
- 70 MARTINOLI (G.). — Contributo all' embriologia delle Asteraceae. (Nuovo Giorn. Bot. Ital. N.S., 1939, **46**, pp. 259-298).
- 71 MERRELL (W.D.). — A contribution to the life history of *Silphium*, (Bot. Gaz., 1900, pp. 99-133).
- 72 MITRA (J.). — A contribution to the embryology of some Compositae (Journ. Indian Bot. Soc., 1947, **26**, pp. 105-123).
- 73 MOTTIER (D.M.). — On the embryo-sac and embryo of *Senecio aureus* L. (Bot. Gaz., 1893, **18**, pp. 245-253).
- 74 MURBECK (S.). — Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* (Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. II, 1901, **36**, pp. 1-41).
- 75 MURBECK (S.). — Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* (Bot. Not., 1904, pp. 285-296).
- 76 NAWASCHIN (S.). — Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria tenella* und *Lilium Martagon* (Bot. Cent., 1899, **77**, p. 62).
- 77 NAWASCHIN (S.). — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen (Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1900, **18**, pp. 224-230).
- 78 NAWASCHIN (M.). — Haploide, diploide und triploide Kerne von *Crepis virens* (Mem. Soc. natur. Kiev, 1915, **25**).
- 79 OKABE (S.). — Parthenogenesis bei *Ixeris dentata* (Bot. Mag., 1932, **46**, pp. 518-532).
- 80 OPPERMAN (M.). — A contribution to a life history of *Aster* (Bot. Gaz., 1904, **37**, pp. 353-362).
- 81 OSAWA (J.). — Studies on the cytology of some species of *Taraxacum* (Arch. f. Zellforsch., 1913, **10**, pp. 450-469).
- 82 PALM (B.). — Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago* (Acta Horti Bergiani, 1914, **5**, pp. 1-18).
- 83 PALM (B.). — Ueber die Embryosackentwicklung einiger Compositen (Svensk Bot. Tidskr., 1914, **8**, pp. 447-453).
- 84 PALM (B.). — Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen (Diss., Stockholm, 1915).
- 85 PALM (B.). — The embryo-sac of *Vittadinia* (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 1922, **32**, pp. 89-98).
- 86 PALM (B.). — Embryological notes on tropical Compositae, I, *Vernonia chinensis* and *V. Cineraria* (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 1925, **34**, pp. 188-192).
- 87 PALM (B.). — Ein neuer Embryosacktypus (bei *Rudbeckia hirta* L.) Bot. Notiser (Lund), 1934, pp. 423-427).

- 88 PODDUBNAJA-ARNOLDI (W). et DIANOWA (V.). — Eine zytoembryologische Untersuchung einiger Arten der Gattung *Taraxacum* (Planta, 1934, **23**, pp. 19-46).
- 89 PODDURBNAJA-ARNOLDI (W.), STESCHINA (N.) et SOS-NOVETZ (A.). — Der Charakter und die Ursachen der Sterilität bei *Scorzonera tausaghys* Lipsche et Bosse, (Beih. Bot. Centralbl., 1935, **53**, pp. 309-339).
- 90 POPHAM (R.A.). — A contribution to the life history of *Galinsoga ciliata* (Bot. Gaz., 1938, **99**, pp. 543-555).
- 91 REINKE (J.). — Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel (Botan. Abhandl. aus Gebiet der Morph. u. Physiol., 1871, **8**, pp. 1-50).
- 92 RODOLICO (A.). — Embriologia del *Buphthalmum salicifolium* L. (Nuovo Giorn. Bot. Ital., 1930, **37**, pp. 592-608).
- 93 RODOLICO (A.). — Appunti sulla cariologia e sull'embriologia delle *Inulae* (Nuovo Giorn. Bot Ital. n. sér., 1935, **40**, p. 420).
- 94 ROSEN (W.). — The embryo sac of *Rudbeckia* (Goeteborg. Bot. Trädgård Meddel, 1914, **10**, pp. 267-273).
- 95 ROSEN (W.). — Endosperm development in Campanulaceae and closely related families (Bot Not., 1949, **2**, pp. 137-147).
- 96 ROSENBERG (O.). — Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium* (Ber. d. Deutsch Bot. Ges., 1906, **24**, pp. 157-161).
- 97 ROSENBERG (O.). — Cytological studies on the apogamy in *Hieracium* (Bot. Tidskr., 1907, **28**, pp. 143-170).
- 98 ROSENBERG (O.). — Cytological studies on the apogamy in *Hieracium* (Ostenfeld C.H. und Rosenberg O. Experimental and cytological studies in the *Hieracia*, II) (Bot. Tidskr., 1908, **28**, pp. 143-170).
- 99 ROSENBERG (O.). — Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium* (Svensk Bot. Tidskr., 1917, **2**, pp. 145-206).
- 100 SCHILLER (J.). — Untersuchungen über die Embryogenie der Gattung *Gnaphalium* (Oest. bot. Zeitschr., 1907, **57**).
- 101 SCHKORBATOW (L.). — Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale* Wigg. (Trav. soc. nat. Univ. Khar-kow, 1912, **45**, pp. 15-55).
- 102 SCHNARF (K.). — Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum* (Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, math. naturwiss. Kl., 1919, 128, Abt. **1**).
- 103 SCHNARF (K.). — Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Angiospermen (IV Ueber das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. — Oesterr. bot. Zeitschrift, 1923, **72**, pp. 242-245).
- 104 SCHNARF (K.). — Embryologie der Angiospermen (Borntraeger édit., Berlin, 1929).
- 105 SCHNARF (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen (Borntraeger édit., Berlin, 1931).

- 106 SCHUERHOFF (P.N.). — Der Embryosack von *Tussilago Farfara* (Ber. deutsch. Bot. Ges., 1920, **38**, pp. 217-219).
- 107 SCHWERE (S.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* (Flora, 1896, **82**, pp. 32-66).
- 108 SEARS (P.B.). — Variations in cytology and gross morphology of *Taraxacum* (Bot. Gaz., 1922, **73**, pp. 308-326).
- 109 SMALL (J.). — The origin and development of the Compositae, XII (New Phyt., 1919, **18**, pp. 129-176).
- 110 SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Composées. Les premiers stades du développement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. (C.R. Acad. Sc., 1920, **171**, pp. 254-256).
- 111 SOUEGES (R.). — Embryogénie des Composées. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Senecio vulgaris* L. (C.R. Acad. Sc., 1920, **171**, pp. 356-357).
- 112 SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Valérianacées. — Développement de l'embryon chez le *Valerianella olitoria* Poll. (C.R. Acad. Sc. Paris, 1923, **176**, pp. 1081-1083).
- 113 SOUEGES (R.). — Embryogénie des Valérianacées. — Développement de l'embryon chez les *Centranthus* (C.R. Acad. Sc., 1941, **209**, pp. 718-720).
- 114 STEBBINS (G.L.). — Cytology of *Antennaria*. II. Parthenogenetic species (Bot. Gaz., 1932, **94**, pp. 322-344).
- 115 STEBBINS (G.L.) et JENKINS (J.A.). — Aposporic development in North American species of *Crepis* (Genetica, 1939, **21**, pp. 1-34).
- 116 STORK (H.E.). — Studies in the genus *Taraxacum* (Bull. Torrey Bot. Club, 1920, **47**, pp. 199-210).
- 117 SUBRAMANYAN (K.). — Embryological studies in certain families of *Campanulaceae* and the *Melastomaceae* (Thèse Doct. ès-Sc., Mysora, 1950).
- 118 TATEISHI (SH.). — Embryologische Studien an der Gattung *Chrysanthemum* (Jap. Journal of Bot., 1929, **4**, pp. 317-326).
- 119 TULASNE (L.R.). — Nouvelles études d'embryogénie végétale (Ann. Sc. nat. Bot., 1855, 4^e série, **4**, pp. 65-74).
- 120 WARMKE (H.E.). — Macrosporogenesis, fertilization, and early embryology of *Taraxacum kok-saghyz*. (Bull. Torrey Bot. Club, 1943, **70**, pp. 164-174).
- 121 WETTSTEIN (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik (3^e Aufl. Leipzig and Wien, 1924).

Table des Matières

I) INTRODUCTION	11
Liste des familles et des espèces étudiées	13
Liste des abréviations utilisées pour les figures	16
II) GÉNÉRALITÉS : Etat de la question sur le développement du sac embryonnaire, de l'albumen et de l'embryon chez les Composées	17
1°) l'ovule	17
2°) l'archéspore	18
3°) le sac embryonnaire	18
4°) la fécondation	23
5°) l'albumen	23
6°) l'embryon	25
7°) l'apomixie	29
III) ETUDE SPÉCIALE du développement de l'albumen et de l'embryon chez quelques Composées	33
1°) TUBULIFLORES :	
Vernoniées	33
Eupatoriées	33
Astérées	34
<i>Erigeron canadensis</i> L.	34
Inulées	38
Hélianthées	39
<i>Madia sativa</i> , Molina	39
Hélénies	41
Anthémidées	42
<i>Anthemis tinctoria</i> L.	42
<i>Matricaria discoidea</i> DC.	42
<i>Chrysanthemum indicum</i> L.	42
<i>Chrysanthemum segetum</i> L.	44

<i>Chrysanthemum pinnatifidum</i> L.	46
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	47
Sénécionées	48
<i>Tussilago Farfara</i> L.	48
Calendulées	51
<i>Dimorphotheca pluvialis</i> Moench	51
Arctotidées	53
Cynarées	53
<i>Centaurea Jacea</i> L.	53
<i>Centaurea Cyanus</i> L.	53
Mutisiées	55
2°) <i>LIGULIFLORES</i>	55
Cichoriées	55
<i>Cichorium Intybus</i> L.	55
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	58
<i>Picris hieracioides</i> L.	59
<i>Pterotheca bifida</i> Fish.	59
<i>Chondrilla juncea</i> L.	61
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	63
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	64
<i>Sonchus palustris</i> L.	66
<i>Lactuca perennis</i> L.	66
<i>Lactuca virosa</i> L.	67
<i>Lactuca muralis</i> Fres. (= <i>Phoenopus</i> Coss. et Germ.)	70
<i>Crepis virens</i> L.	70
<i>Barkhausia taraxacifolia</i> DC. (= <i>Crepis taraxa-</i> <i>cifolia</i> Thuill)	72
<i>Barkhausia foetida</i> F. W. Schmidt (= <i>Crepis</i> <i>foetida</i> L.)	73
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	74
<i>Hieracium murorum</i> L.	75
IV) CONCLUSIONS	79
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	85
TABLE DES MATIERES	93

ACHEVE D'IMPRIMER PAR
L'IMPRIMERIE FERTOISE A
LA FERTE-BERNARD (SARTHE)
— LE 2 MAI 1952 —
N° D'IMPRESSION : 252-DEPOT
LEGAL : 2^{ème} TRIMESTRE 1952

